

EST
1887
B. LOGIN & SON
MEDICAL
PERIODICALS
AND BOOKS
29 EAST 21ST ST
NEW YORK

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

51. BAND (153., 154., 155. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

51. BAND (153., 154., 155. HEFT).

MIT 24 TAFELN UND ZAHLREICHEN TEXTFIGUREN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1914.



Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Inhalt.

Aus dem histologischen Laboratorium zu Helsingfors,
Prof. Dr. Rudolf Kolster.

CHONDRIOSOMENSTUDIEN AN DEN EPITHEL- UND DRÜSENZELLEN DES MAGEN-DARMKANALS UND DEN ÖSOPHAGUSDRÜSENZELLEN BEI SÄUGETIEREN.

VON

HARALD EKLÖF,
HELSINGFORS (FINNLAND).

Mit 44 Abbildungen auf den Tafeln 1/8.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Die Untersuchungen, von denen auf den folgenden Seiten berichtet werden soll, sind auf Anregung von Prof. Dr. Rud. Kolster ausgeführt worden, und wurden schon im Anfang 1911, während meiner Amanuensenzeit in dem von ihm geleiteten histologischen Laboratorium begonnen. Der wesentlichste Teil der technischen Laboratoriumsarbeit fand im Laufe dieses Jahres statt, und der grösste Teil des Manuskriptes wurde im Winter 1911—1912 niedergeschrieben, obschon die Veröffentlichung der Arbeit wegen vieler Umstände verschoben ist. Als ich an die Arbeit ging, war das Gebiet der Chondriosomenforschung mir ein beinahe unbekanntes Feld, und es war mir nötig, durch umfangreiche Studien in der älteren und neueren Literatur einen Einblick in die gegenwärtige Lage hierhergehöriger cytologischen Probleme zu gewinnen, so viel andere Beschäftigungen solche Studien gestatteten. In der Zeit, wo ich mich mit diesen Untersuchungen beschäftigte, ist eine beträchtliche Zahl von Arbeiten über die Chondriosomen in den verschiedensten Zellformen, auch in den Epithelzellen des Magen-Darmkanals und in den Zellen vieler Drüsen erschienen, welche Arbeiten meine Untersuchungen nahe berühren, ebenso wie eine stattliche Reihe von Arbeiten über das Verhalten, die Rolle und das Schicksal der Chondriosomen bei der Be-

fruchtung, in der befruchteten Eizelle, bei der Teilung derselben, über den Übergang in die Blastomeren und ihre Bedeutung bei der Histogenese verschiedener Organe. Besonders sind die späteren Arbeiten von Meves, in denen dieser Forscher viele von Benda und ihm selbst früher ausgesprochene Vermutungen über die biologische Natur der Chondriosomen bestätigt, der Chondriosomenforschung eine feste Stütze gegeben und in besonders fruchtbarer Weise weiterentwickelt hat, von entscheidender Bedeutung für meine Auffassung von diesen Zelleinschlüssen gewesen.

Die Entstehung meiner Arbeit ist an die neue von Kolster ausgearbeitete Methodik zur Darstellung von Chondriosomenstrukturen nahe gebunden. Diese Methodik wurde von dem Autor zum ersten Male in der Sitzung des Vereins der finnischen Ärzte am 18. März 1911 mitgeteilt. Bei derselben Gelegenheit demonstrierte Prof. Kolster eine Anzahl von Präparaten von verschiedenen Organen, die er mit seinen neuen Methoden gewonnen hatte, und auch einige Präparate, die ich von verschiedenen Zellformen des Magens gemacht hatte.

Ich bin meinem hochgeschätzten Lehrer und Chef Herrn Prof. Dr. Rud. Kolster zu vielem Dank verpflichtet, und es ist mir eine Freude, denselben an dieser Stelle auszusprechen.

II. Literaturübersicht.

Einleitung, Begriff und Terminologie.

Der Begriff Mitochondrien oder Chondriosomen stammt von Benda her, der in einer Reihe von Arbeiten (1896 bis 1902) eine einheitliche Klasse von Protoplasmaeinschlüssen beschrieb, die er zuerst in den männlichen Geschlechtszellen,

nachher in den meisten Zellarten des tierischen Körpers gefunden hatte, und denen er den Namen Mitochondrien, Fadenkörner, gab. Diese Bildungen zeichneten sich durch ihre Lage im Zellkörper, ihr Verhältnis zu übrigen Protoplasmaeinschlüssen — die Cytomitomfibrillen usw. —, ihre besondere chemische Beschaffenheit, die unter anderem durch eine spezifische Färbbarkeit nach einer von Benda ausgearbeiteten Methode zum Ausdruck kam, sowie durch ihre besondere Funktion, die Benda damals als eine motorische auffasste, aus.

Gleichzeitig mit Benda und unabhängig von ihm hatte Meves, wie er selbst berichtet (1912, S. 96), die Mitochondrien der Samenzellen aufgefunden (1900).

Seitdem sind die Mitochondrien (Chondriosomen) in den verschiedensten Zellarten sowohl im Tier- als im Pflanzenkörper in verschieden gefärbten oder in günstigen Fällen sogar in ungefärbten lebensfrischen Zellen beobachtet worden.

Wie schon a priori angenommen werden konnte, zeigte es sich später, dass diese Bildungen, die von den Entdeckern anfangs für neue, früher nicht beobachtete Zelleinschlüsse gehalten wurden, in der Tat aber schon viel früher von älteren Forschern gesehen und beschrieben worden waren, sowohl in männlichen Geschlechtszellen — v. Brunn (1884), v. la Valette St. George (1885), den Brüdern Zoja (1891) u. a. — als auch in mehreren anderen Zellformen von Altmann, L. und R. Zoja, Flemming. Besonders der eine Urheber der Lehre von den Chondriosomen, Meves, hat sich ein grosses Verdienst betreffs der Klarstellung dieser zu anderen Zellbildungen, wie Altmanns Granula, Flemmings Fila, erworben.

Benda gibt eine morphologische Definition von den Mitochondrien. Mit diesem Namen bezeichnet er „einen körnigen Bestandteil des Cytoplasmas, der zum Teil mit früher beschriebenen Cytomikrosomen und Granulationen identisch ist, der

sich aber durch seine eigenartige Stellung in der Architektur mehrerer Zellarten und durch sein Verhalten zu den verschiedenen Funktionsstrukturen der Zelle auszeichnet. Dieser Cytoplasmabestandteil befindet sich u. a. in mehreren Epithelien als cytoplasmatische Fäden und bildet zusammen mit dem Cytoplasma während starker Vermehrung und Aufspeicherung Zellorgane, die Chondriomiten genannt werden. Zu den wichtigsten von diesen Chondriomiten gehören die Basalfilamente und Pallisadenstruktur der Niere" (1910, S. 196).

Als Chondriomiten bezeichnete Benda Mitochondrien, die in Reihen nacheinander angeordnet waren. Die von Benda eingeführte Benennung Mitochondria ist noch als Sammelname angewandt oder um körnerförmige Bildungen zu bezeichnen. Statt dessen sind später andere Benennungen eingetreten. Meves wandte in seinen früheren Arbeiten die Benennung Chondriosomen als Sammelname und Chondriokonten für längere Bildungen in der Form von Stäbchen oder Fädchen an. In seinen letzten Arbeiten aber (von 1908 an) wendet Meves die Namen Plastochondrien, Plastochondriomiten, Plastokonten an, welche Termini die biologische Natur der in Frage stehenden Zelleinschlüsse angeben. Diese von Meves vorgeschlagenen neuen Namen sind schon von einigen Forschern, u. a. von seinem früheren Schüler Duesburg, akzeptiert worden, andere Forscher bevorzugen die von Meves früher angewandten Namen Chondriosomen usw. anzuwenden. Zu den letzteren gehöre auch ich, und zwar aus vielen Gründen, welche ich später anführen werde. Doch finde ich, dass die neue Terminologie von Meves keineswegs von seinem Standpunkte aus unberechtigt ist.

Die vielen Bezeichnungen für eine und dieselbe Sache sind, wie Retzius (1911) und M. Heidenhain (1911) bemerken, dazu geeignet, für den Fernerstehenden die Chondriosomenliteratur schwer verständlich zu machen. Dass aber ein

einziger Name nicht zureichend ist, um in der morphologischen Beschreibung die Chondriosomen zu charakterisieren, beruht darauf, dass dieselben in den verschiedensten Formen auftreten — Granula (Mitochondrien), Granulareihen (Chondriomiten), Stäbchen oder Fädchen (Chondriokonten). Man muss jedoch gestehen, dass in der Terminologie eine gewisse Unsicherheit vorhanden ist. Die Grenze zwischen den Chondriokonten und Mitochondrien ist ziemlich willkürlich. Im allgemeinen bezeichnet man als Chondriokonten solche Chondriosomen, in denen die Längsachse mehrmals die Querachse überragt. Quergeschnittene Chondriokonten erscheinen natürlich in der Form von Mitochondrien.

Nicht ohne Zaudern habe ich die Literaturübersicht so umfangreich gemacht, wie im folgenden geschehen, um so mehr, da es schon mehrere Zusammenstellungen über die Chondriosomenliteratur gibt, von denen besonders diejenige von Duesburg (1911) hervorgehoben werden mag. Aus vielen Gründen habe ich jedoch beschlossen, die Chondriosomenliteratur hier etwas ausführlicher zu besprechen.

Erstens darum, weil dieses Forschungsgebiet verhältnismässig neu und mancherseits noch wenig anerkannt ist, und zweitens, um bei meinen eigenen Untersuchungen auf die bisher gewonnenen Resultate der Chondriosomenforschungen hinweisen und sie mit den meinigen vergleichen zu können. Dies geschieht meines Erachtens am besten so, dass erst eine orientierende Übersicht über die wichtigsten Chondriosomenarbeiten organweise gegeben wird, und dann über das Wichtigste der bis jetzt über die Morphologie und Biologie der Chondriosomen gekannten oder angenommenen Verhältnisse berichtet wird, und zwar in folgender Ordnung:

Über Chondriosomen in verschiedenen Zellarten.

Morphologische Bemerkungen.

Chondriosomen im Verhältnis zu anderen Zelleinschlüssen.

Die chemische Zusammensetzung der Chondriosomen.
Biologische Rolle der Chondriosomen.

Über Chondriosomen in verschiedenen Zellarten.

In den generativen Hodenzellen.

In eingehender Weise haben mehrere Forscher die Rolle der Chondriosomen in den generativen Hodenzellen studiert, so dass dieses Forschungsgebiet als monographisch durchgearbeitet angesehen werden kann.

Benda (1896—1897) die Maus, Meves (1900) Pygaera, Paludina vivipara (Insekten), (1907) Apis mellifica, (1911) Ascaris megalocephala, (1912) Parechinus miliaris. Retzius (1905) Paludina, Meves und Duesburg (1907) Vespa crabro, Duesburg (1908, 1909) die Ratte, (1911) Insekten: Blaps, Blatta germanica, Gryllotalpha vulgaris, Amphibien: Triton cristatus, Säuger: Meerschweinchen, Regaud (1908, 3, 1910), verschiedene Säuger (u. a. die Ratte).

In den Spermatogonien, den Spermatocyten und den Spermatiden finden sich entweder körnerförmige Chondriosomen (Mitochondrien), oder, wie bei vielen Insekten, neben Granula grössere Anhäufungen von Mitochondriensubstanz, der sogenannte Nebenkern der Spermatiden, welcher von v. la Valette St. George (1885) entdeckt und dessen mitochondriale Natur von Meves (1900) festgestellt worden ist. Die Mitochondrien sind von ungleicher Gestalt und Form und liegen im Zelleibe zerstreut, oft streptococcenähnliche Reihen (Chondriomiten oder Körnerreihen von Benda) bildend. Sie sind spärlicher in den Spermatogonien und den Spermatocyten, zahlreicher in den Spermatiden, zuerst unregelmässig zerstreut, ordnen sich aber während der Entwickelung der Spermatiden zu reifen Spermien, zu einem das Verbindungsstück des Spermatozoenschwanzes oft spiralförmig umgebenden Mantel, zuerst

in Körnerform, später als ein Faden, der Achsenfaden (Achsenstrang).

In den Eizellen.

Die Chondriosomen der Eizellen sind nicht weniger als die der generativen Hodenzellen untersucht worden. Die Untersuchungsergebnisse der Forscher sind aber bei den Eizellen nicht so einstimmig, wie an den männlichen Geschlechtszellen. Benda (1899) hat als der erste in den Eierstockseiern eines Triton Mitochondrien beobachtet, van der Stricht (1904, 1910) wiederum bei der Fledermaus (Vesperugo noctula), dem Menschen (Eierstockseiern der adulten Frau und des Kindes), der Tegenaria domestica, Russo (1907) beim Kaninchen, Giglio-Tos und Granata (1908) beim Pamphagus marmoratus, Loyez (1909) bei den Tunicaten, Duesburg (1910) beim Kaninchen, Retzius (1910) bei den Echinodermen, um nur einen Teil der Untersuchungen zu erwähnen. Ein Teil der Autoren, und es sind wohl die meisten, hält die Chondriosomen entweder für mittelbare (van der Stricht und seine Schüler), oder für direkte Dotterbildner (Russo, Loyez); nach den letztgenannten Forschern werden die Chondriosomen direkt in Deutoplasmakugeln umgewandelt. Dagegen wird die Bildung des Deutoplasmas aus Chondriosomen u. a. von Giglio-Tos und Granata (1908), Retzius (1910) in Abrede gestellt.

In den Drüsenzellen.

P. Bouin (1905) untersuchte die Submaxillarisdrüse des Menschen auf Chondriosomen, welche Bildungen dieser Forscher mit den von ihm zusammen mit seinem Bruder M. Bouin (1898, 2) untersuchten ergastoplasmatischen Bildungen identifizierte. Regaud (1908, 2) beschrieb Chondriosomen in den Hauptzellen der Fundusdrüsen des Magens beim Hunde, Re-

gaud und Mawas (1909, 1) in den serösen und mukösen Speicheldrüsenzellen des Esels, des Hundes und der Katze, Regaud und Mawas (1909, 2) in der Submaxillaris des Menschen, Hoven (1910) in den Pancreaszellen des Kaninchens und der Ratte, O. Schultze (1911) in den serösen und mukösen und in einigen anderen Drüsenzellen, besonders bei kaltblütigen Vertebraten, Mislawsky (1911) in den Pancreaszellen des Kaninchens und der Ratte, Champy (1911) in den Pancreaszellen des Bombinator igneus, Bensley (1911) in den Pancreaszellen des Meerschweinchens, Hoven (1912) in den Pancreaszellen des Hundes, des Meerschweinchens, der Katze und der Ratte, in den serösen und mukösen Speicheldrüsenzellen des Kaninchens, des Hundes, der Ratte und der Katze, G. Arnold (1912) in den Pancreaszellen des Meerschweinchens, Hoven (1911) in den Milchdrüsenzellen des Meerschweinchens.

Sämtliche Forscher, welche sich mit der Chondriosomenfrage in den serösen Drüsenzellen beschäftigt haben, sind darin einig, dass die Chondriosomen einen innigen Zusammenhang mit der Sekretion dieser Zellen, insbesondere mit der Sekretgranulabildung haben. Der direkte Anteil in der Sekretgranulabildung wird von allen, mit Ausnahme von Mislawsky und P. Bouin, betont. In dieser Hinsicht sind die Arbeiten von Regaud (1909, 2), Regaud und Mawas (1909, 1 und 2) bahnbrechend gewesen. Nach Mislawsky beteiligen sich die Chondriosomen nur unmittelbar an der Sekretgranulabildung, indem sie von Protoplasma resorbiert werden und als Rohmaterial, aus dem dieses die Sekretgranula bildet, dienen.

In den mukösen Drüsenzellen der Speicheldrüsen werden die Chondriosomen, in Analogie mit dem Verhalten dieser Bildungen in den serösen Drüsenzellen, von O. Schultze (1911) und Hoven (1912) für Sekretgranulabildner gehalten. Dagegen ist in den Schleimspeicheldrüsenzellen die direkte Rolle der

Chondriosomen bei der Sekretgranulabildung nicht von Regaud und Mawas (1909, 1) beobachtet worden.

Aber nicht nur in den grossen Klassen der serösen und mukösen Drüsenzellen ist die Bildung des Sekrets durch Chondriosomentätigkeit angenommen worden, sondern auch in mehreren anderen Zellformen, die eine sekretorische Aufgabe haben.

In den Belegzellen der Fundusdrüsen des Magens haben O. Schultze (1911) bei Amphibien und dem Frosch, Hoven (1912) beim Hunde und der Katze sowohl Chondriosomen als Sekretgranula, genau sowie in den serösen Drüsenzellen beschrieben, und beide verfechten die Ansicht, dass die Sekretgranula auch in diesen Zellen Chondriosomenderivate sind. In den Leberzellen haben u. a. Mayer, Rathery und Schaeffer (1910) beim Kaninchen und H. Buch (1911) bei der Taube Chondriosomen beschrieben. Die ersteren haben dieselben in Grösse und Zahl cyclisch zu- und abnehmen sehen, aber niemals ganz aus der Zelle verschwinden. Chondriosomen sind in der Nebenniere sowohl in der Substantia corticalis als medullaris beobachtet worden. In der Rindensubstanz sollen die Chondriosomen Fettbildner sein: Bonnamour (1905), Champy (1909, 1), Mulon (1910), Colson (1911), Hoven (1912). In der Marksubstanz sollen sie nach Mulon und Hoven (1912) die Körner der chromaffinen Zellen bilden.

In der Schilddrüse hat O. Schultze (1911) bei der Maus Chondriosomen gefunden. Auch hier sollen „Drüsengranula" von Chondriosomen gebildet werden.

In den Magen- und Darmepithelzellen. In den Oberflächenepithelzellen des Ventrikels (beim Hunde?) hat Hoven (1912) fädchenförmige Chondriosomen im basalen Zellteile beschrieben, und Champy (1909, 2 und 1911) und Policard (1910) in den Darmepithelzellen verschiedener Tiere. Von diesen Untersuchungen wird später ausführlicher die Rede sein.

Chondriosomen in den Nierenepithelzellen.

Die Stäbchen- oder Pallisadenstruktur der Nierenepithelzellen, die seit lange bekannt ist, wird, wie schon Benda (1903) bei der Maus feststellte, durch Chondriosomen bedingt, indem die Stäbchen oder Pallisaden mitochondriale Bildungen darstellen. Es gibt eine Menge Untersuchungen über dieses schwierige Objekt. Regaud (1908, 1 und 2), Policard (1908) bei Säugern, Reptilien, Amphibien, Fischen, Policard (1907) bei der Ratte, Champy (1909, 1) bei Bombinator igneus, M. Heidenhain (1911) bei der Maus, Hirsch (1910) beim Kaninchen, Kolster (1911) beim Kaninchen und Hjelt (1911) beim Kaninchen und bei der Maus, und mehrere andere Arbeiten, von denen die meisten mühsame experimentelle Untersuchungen sind.

Ausser längeren, stäbchenförmigen Bildungen, Chondriokonten, die nach Benda, M. Heidenhain u. a. homogen sein sollen, hat man kürzere Bildungen, Mitochondrienformen, beobachtet. Körner, welche dicht nacheinander liegen, d. h. Chondriomiten, können auch homogene Stäbchen vortäuschen (Policard, Regaud, Kolster) und sie kommen neben homogenen Stäbchen reichlich vor. Freiliegende Körner haben Regaud, Policard u. a. m. reichlich bei niederen Vertebraten, Reptilien, Amphibien, Fischen, spärlicher bei Säugern, beobachtet. Eine Fragmentierung der Stäbchen während intensiver Tätigkeit ist allgemein wahrgenommen. Wird eine Diurese eingeleitet, verschwinden auch die Granula bis auf kleine Reste, doch niemals vollkommen. Nach Hirsch werden die Granula durch die Tätigkeit des Protoplasmas, nicht durch die der Stäbchen, wie nach den anderen Forschern, gebildet. Nach Hirsch werden die Stäbchen vom Protoplasma resorbiert um als Baumaterial für die Granula zu dienen, in ähnlicher Weise, wie nach Mislawsky (1911) die Chondriosomen in den serösen Drüsenzellen. Bei der Fragmentierung der Stäbchen handelt

es sich nicht um eine Sekretgranulabildung in dem Sinne, wie man sie in den serösen Drüsenzellen bei den Säugetieren kennt. Die freiliegenden Granula sind nicht, wie die serösen Drüsenzellengranula, durch Wachstum der Chondriosomen entstanden, sondern sie sind Fragmente der längeren Formen. Ihr Querschnitt ist demgemäss auch nicht grösser als der der Stäbchen, durch deren Zerfall sie entstanden sind; im Gegenteil ist der Diameter der serösen Drüsengranula immer grösser als der Chondriosomenquerschnitt. Die Verfasser sind auch sehr vorsichtig, wenn es gilt die beobachteten Strukturbilder in Zusammenhang mit der Funktion der Säugernierenzelle zu stellen: „Die Sekretion der Niere ist ein äusserst komplizierter Prozess, an welchem eine Reihe verschiedener Faktoren beteiligt ist, welche jeder für sich studiert werden müssen . . . .“, sagt Kolster (1911, S. 224) in seiner experimentellen Nierenzellarbeit.

Bei niederen Vertebraten, Reptilien und Amphibien dagegen ist eine wahre Sekretgranulabildung wie in den serösen Drüsenzellen von Regaud und Policard beobachtet worden. Diese Untersuchungen sind dadurch in der Geschichte der Chondriosomenforschungen von Interesse, weil Regaud (1909, 2) zum ersten Male in den Nierenzellen des Tropidonotus viperinus (couleuvre vipérine) eine wirkliche Plastenbildung als Anschwellungen an den Chondriosomen beobachtete.

Stäbchenepithelien der Speichelröhren.

Regaud und Mawas (1909, 1) haben in den Speicheldrüsen beim Esel, Hunde und der Katze und (1909, 2) in der Submaxillaris des Menschen Chondriosomen in den Ausführungsgängen gefunden, die hauptsächlich der Hauptachse der Zelle parallel verliefen. Beim Esel bildeten die Chondriosomen Chondriomitenreihen, zuweilen, besonders in der Zellbasis, in der Richtung der Querachse der Zelle. Beim Hunde und der

Katze waren sie gröber und bildeten wirkliche Pallisaden. Die Chondriosomen durchliefen die ganze Zelle und fragmentierten sich in Körnern in dem dem Lumen zunächstliegenden Zellteile. Die Chondriosomen der Speichelröhren haben nach diesen Forschern auch eine sekretorische Funktion, obschon eine wahre Plastenbildung nicht vorkommt. Der Name „Ausführungsgang" ist also unrichtig. M. Heidenhain (1911), der schöne Stäbchenstrukturen in den Speichelröhren des Hundes mit seiner Sublimat-Trichloressigsäure-Eisessig-Eisenhämatoxylinmethode erhalten hat, rechnet dagegen die Speichelröhren nicht zu den drüsigen Organen, sondern vermutet, dass sie vielleicht durch die Vermittelung der Stäbchen im Dienste der Wasserabsonderung stehen. Die von Regaud und Mawas beschriebenen Körner (Chondriosomen) sollen nach Heidenhain mit der Stäbchenstruktur nichts zu tun haben, sie könnten aber vielleicht in näherer Beziehung zu der frisch sichtbaren über die ganze Zelle ausgedehnten Körnelung stehen.

In den weissen Blutzellen.

Benda hat mitochondriale Bildungen in polynucleären Leucocyten des Menschen beschrieben. Sie sollten mit den Ehrlichschen Granulationen nicht identisch sein. Meves (1907, 1, 1910, 2) hat fadenförmige Chondriosomen und daneben auch körnerförmige solche in embryonalen weissen Blutkörperchen der Salamanderlarve gefunden, an demselben klassischen Objekte, das auch von Flemming benutzt worden ist. Auch der Schüler Meves', Samssonow (1910), hat sie in weissen Blutkörperchen der Salamanderlarve untersucht; er fand, wie Meves, hauptsächlich längere Formen.

Dubreuil (1909) beschrieb Chondriosomen in den Plasmazellen des Menschen meistenteils in streptococcenähnlichen Reihen (Chondriomiten), und später hat Wallgren (1911) die Plasmazellen auch in bezug auf Chondriosomen genau

untersucht. Wallgren fand Chondriosomen sowohl in Granula-, Stäbchen- als Fädchenform und stellte fest, dass sie eine sehr charakteristische Stellung zu dem übrigen Protoplasma, insbesondere zu den Cytomitomfibrillen haben. Auch Alagna (1912) hat die Chondriosomen der Plasmazellen des Menschen beschrieben und abgebildet; seine Abbildungen weichen sehr von den Wallgrenschen ab. Alagna scheint die genaue Arbeit von Wallgren gar nicht gekannt zu haben. Ausser in den Plasmazellen beschreibt Alagna Chondriosomen auch in den Lymphocyten der Gaumentonsille des Menschen und Dubreuil (1911) in mononucleären Leucocyten.

Meves nimmt an, dass ebenso wie in Drüsenzellen die Sekretgranula Chondriosomenderivate sind, in weissen Blutzellen die Ehrlichschen Granula aus Chondriosomen hervorgehen. Der anatomische Beweis von der Richtigkeit dieser Annahme ist noch nicht geliefert.

In den Plattenepithelzellen.

Firket (1911) untersuchte die Epidermiszellen des Hühnerschnabels beim Embryo und fand, dass Chondriosomen in diesen vorkommen. Er vermutet, dass die für Plattenepithelzellen charakteristischen Plasmafibrillen aus Chondriosomen hervorgehen sollen, kann aber tatsächlich dies nicht nachweisen.

G. Arnold (1912) hat das Verhalten der Epidermisfibrillen in einem Zungenkrebs untersucht. Auch er ist, wie Firket, der Ansicht, dass die Fibrillen Umwandlungsprodukte von Chondriosomen sein sollen, ohne jedoch diese Annahme beweisen zu können.

Alagna (1912) beschreibt in den tiefsten Zellagern des Epithels einer Rachentonsille des Menschen mitochondriale Bildungen, die besonders basal vom Kerne liegen sollen. Es bleibt jedoch unsicher, ob nicht Alagna quer- oder schräggeschnittene Epidermisfibrillen für Chondriosomen hält.

Schon früher (1910) hatte Regaud zusammen mit Favre Chondriosomen in menschlichen Epidermiszellen gesucht. In den untersten Zellagern des Startum Malphigi fanden sie auch zahlreiche mit Eisenhämatoxylin nach vorhergehender Chromierung sich schwarz färbende spirillenähnliche Fädchen, die gewöhnlich rechtwinklig zur Epidermisoberfläche verliefen. Die Verfasser finden es wahrscheinlich, dass diese Bildungen mitochondriale Elemente sind, und dass sich aus denselben die Epidermisfibrillen entwickeln.

Der Zusammenhang der Epidermisfibrillen mit den Chondriosomen ist, wie aus den oben referierten Untersuchungen ersichtlich wird, lange nicht klargelegt worden. Meves hat (1908) ausgesprochen, dass die Chondriosomen das Bildungsmaterial der Epidermisfibrillen sind. Es ist jedoch noch nicht einmal gelungen, auf unzweideutige Weise Chondriosomen in Plattenepithelzellen nachzuweisen.

Verhalten der Chondriosomen bei der Mitose, der Befruchtung, den ersten Furchungsteilungen und in den Zellen junger Embryonen.

Unsere Kenntnis von den Chondriosomen und ihrer Bedeutung bei der Befruchtung, den Teilungen der Eizelle und den embryonalen Zellen ist durch wichtige Untersuchungen vieler Forscher bereichert worden. Besonders Meves und sein Schüler Duesburg, van der Stricht und dessen Schüler, Russo u. a. haben wichtige Beiträge zur Beleuchtung dieser Frage geliefert.

Meves konnte (1907, 1 und 2 und 1908) durch Untersuchungen an Hühner-, Maus- und Meerschweinchenembryonen im Dreiblätterstadium feststellen, dass in jeder embryonalen Zelle Chondriosomen meist in der Form gekrümmter Fäden,

die Meves Chondriokonten nennt, vorkommen. Schon früher war das Verhalten der Chondriosomen bei der Spermatogenese erklärt, und auch in den Eizellen das Vorkommen und die eventuelle Rolle derselben bei der Deutoplasmabildung untersucht worden. Benda und nach ihm zahlreiche Forscher hatten beobachtet, dass sie die Mitose überdauern und von der Mutterzelle in die Tochterzellen übergehen, dass also die Kontinuität der Chondriosomen von Zellgeneration zu Zellgeneration ununterbrochen bleibt. Benda nahm durch Untersuchungen am Blaps (1903) an, dass die Chondriosomen möglicherweise „eine Sondermitose" durchmachen, was von den meisten späteren Forschern bestimmt bestritten worden ist [u. a. Meves (1908, 1910, 1)]. Meves hat gefunden, dass in den Zellen junger Embryonen die Chondriosomen sich während der Mitose verschieden verhalten. Entweder ist ihre Rolle ganz passiv und sie liegen dann bis zur Durchführung der Mitose im Zelleibe zerstreut, oder aber, und das ist der Fall besonders bei älteren Embryonen, sie sind in charakteristischer Weise um die Kernteilungsfigur angeordnet, so dass eine möglichst gleichmässige Verteilung von den Chondriosomen auf die beiden Tochterzellen stattfindet (1908, 1910, 1, S. 154). Auf dem Stadium des Muttersterns liegen die Chondriosomen im Umkreis der Teilungsfigur zerstreut. Auf dem Stadium des Doppelsterns umgeben sie tonnenförmig die Spindel zwischen den Tochterchromosomen, während sie die Spindelpole freilassen. Nach diesem Stadium versammeln sie sich in den Raum zwischen den beiden Chondriosomengruppen. Dabei scheinen sie vielfach in kürzere Stücke zu zerfallen oder auch stärker gewundene und geknickte Formen, als sie vorher hatten, anzunehmen. Bei der Zelldurchschnürung wird die Masse der Chondriokonten wie der ganze Zelleib selbst sanduhrförmig durchteilt.

Nachdem die Kontinuität der Chondriosomen von Zelle

zu Zelle bei einem Individuum nachgewiesen worden war, lag der Gedanke nahe anzunehmen, 1:0 dass die mitochondriale Substanz der Spermien bei der Befruchtung in die Eizelle übergeht, und 2:0 dass die Chondriosomen der befruchteten Eizelle, die aus väterlichen und mütterlichen Elementen zusammengesetzt sind, in die Furchungszellen übertragen werden. Benda hatte vorausgesagt, dass möglicherweise „die Mitochondrien, ebenso wie sie individualisiert die Mitose überdauern, auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wiedererscheinen und an der Befruchtung teilnehmen werden" (1902, S. 781). Die wichtigsten Beobachtungen über das Verhalten des mitochondrialen Teiles des Spermiums an der Befruchtung gehen aus dem Referate folgender Untersuchungen hervor:

Van der Stricht (1910) beobachtete, dass bei der Befruchtung des Fledermauseies der Spermienschwanz, dessen Spiralfaden mitochondrialer Natur ist, in die Eizelle übergeht, hier persistiert und bei der Furchungsteilung in der einen der beiden Tochterzellen wiederzufinden ist, um später von dem Protoplasma der Blastomere resorbiert zu werden. Lams bestätigte durch Beobachtungen am Meerschweinchenei (1910) die Entdeckungen van der Strichts in dem Punkte, dass der Spermienschwanz in eine von den beiden Furchungszellen übergeht. Meves hat das Schicksal des mitochondrialen Teiles der Samenzellen bei Ascaris megalocephala (1911), bei einem Echiniden, Parechinus miliaris (1912), und bei einer Ascidie, Phallusia mamillata (1913) im befruchteten Ei verfolgt.

Bei Ascaris megalocephala finden sich zahlreiche granuläre Chondriosomen im Kopfteil und vereinzelt im Schwanzteil in der den Glanzkörper umgebenden Plasmahülle. Der Glanzkörper selbst färbt sich mit Mitochondrienfarbstoffen.

Nach der Befruchtung verhalten sich die männlichen Chondriosomen folgender Weise: Die Oberfläche des Spermiums

bedeckt sich mit Chondriosomen, welche aus dem Innern derselben austreten. Die Chondriosomen zerlegen sich auf der Oberfläche in kleinere Körner, ebenso die im Innern des Spermiums zurückgebliebenen Chondriosomen. Dann wandern die männlichen Chondriosomen aus dem Spermium in die Eizelle über und mischen sich mit den Eichondriosomen noch vor Beginn der zweiten Reifungsteilung. Meves denkt sich aus theoretischen Gründen, dass je ein männliches und ein weibliches Körnchen sich miteinander vereinigen, ohne eine solche Kopulation nachweisen zu können. Bei Parechinus dagegen konstatierte Meves (1912), dass das sog. Mittelstück des Spermiums, welches mitochondrialer Natur ist, bis zum Ende der ersten Furchungsteilung unverändert bleibt. Es überdauert die Teilung der Eizelle, und Meves hat „nach Ablauf der Zellleibsteilung das Mittelstück in zahlreichen Fällen in einer der beiden Furchungskugeln auffinden können" (1912, S. 105). In den Spermien von Phallusia mamillata ist der mittlere Teil des Spermiums — das sog. Verbindungsstück — mit einer mitochondrialen Scheide umgeben. Kurze Zeit nachdem das Spermium in die Eizelle eingedrungen ist, kann die mitochondriale Hülle nicht mehr nachgewiesen werden. Meves stellt sich vor, ohne seine Annahme beweisen zu können, dass auch bei Phallusia die Chondriosomensubstanz sich von der Oberfläche des Spermiums ablöst, in den Eizellkörper übertritt und hier in irgend einer Form persistiert.

Duesburg (1910) beobachtete am befruchteten Kaninchenei, dass bei der Furchungsteilung die Chondriosomen zwischen den Blastomeren verteilt werden, woraus er den Schluss zog, dass die Chondriosomen der embryonalen Zellen wenigstens zum Teil sich von denjenigen der Eizelle ableiten.

Vorkommen und Schicksal der Chondriosomen in einigen embryonalen und adulten Zellen.

In den Muskelzellen.

In den Zellen der quergestreiften Muskulatur.

Benda (1899) fand in jugendlichen Muskelzellen im Schwanz der Kaulquappe zahlreiche granula- und stäbchenförmige Chondriosomen. Nach Benda bildeten die Mitochondrien die Fibrillenquerglieder, indem sie sich zu den schon ausgebildeten Primitivfibrillen lagerten.

Godlewsky (1902), der die Myofibrillenbildung beim Kaninchen-, Maus-, Ratten- und Meerschweinchenembryo im Skelet- und Herzmuskulatur untersucht hat, gibt, ohne den Chondriosomenbegriff anzuwenden, folgende ganz modern lautende Beschreibung über die Myofibrillengenese: „In den embryonalen Muskelzellen entstehen durch die Tätigkeit des Protoplasmas auf einem gewissen Stadium ganz kleine Körner (= unsere Chondriosomen). Indem sich die Körnchen reihenartig aneinander lagern und mit einem feinen plasmatischen Faden verbinden, entstehen sehr feine Fibrillen (Elementarfibrillen Apathy, histologische Fibrillen Heidenhain)“ (1902, S. 149).

Die Ansicht von Godlewsky über die Myofibrillengenese stimmt mit denen von Meves (1907, 1) und Duesburg (1909) in vielen Punkten überein, weicht aber von denen der beiden letzterwähnten Forscher darin ab, dass nach diesen, die vom Standpunkt der Chondriosomenlehre herausgehen, die Körner — unsere Chondriosomen — nicht wie es Godlewsky meint, auf einem gewissen Stadium in den jugendlichen Muskelzellen entstehen, sondern von Anfang an in diesen präformiert sind. In Übereinstimmung mit Godlewsky werden nach Meves und Duesburg die ganzen Primitivfibrillen, nicht nur wie Benda meinte, die Querglieder derselben, von den

Chondriosomen gebildet. Die Bildung der Fibrillen geschieht nach Duesburg (1909), Hühnerembryo, nicht durch Verschmelzung, sondern durch Wachstum der Chondriosomen. Ein wesentlicher Teil der Chondriosomen wird, nach Meves und Duesburg, bei der Fibrillengenese nicht verwandt, sondern bleibt im Protoplasma der Muskelzellen zurück, um anderen Zwecken zu dienen.

Nach Korotneff (1909), dorsoventrale Muskulatur von embryonalen Tricladen, wird die anisotrope Substanz von Chondriosomen gebildet, indem sich die Chondriomitenreihen den vorhandenen Primitivfibrillen anlagern.

Regaud und Favre (1909) haben die Chondriosomen der Zungenmuskulatur des erwachsenen Kaninchens untersucht. Die entwickelten kontraktilen Fibrillen bestehen nach diesen Forschern nicht, was schon Meves und Duesburg betont hatten, aus Chondriosomensubstanz, dagegen kommen Chondriosomen im Cytoplasma der Muskelzellen vor, 1. zwischen den kontraktilen Fibrillen und 2. in etwas dichterer Anhäufung in der Umgebung des Zellkernes. Die Chondriosomen sollen Köllikers interstitiellen Körnern, Retzius' Sarkosomen, Arnolds Plasmosomen und wahrscheinlich auch zum Teil Holmgrens Trophospongien im Muskelgewebe entsprechen. Die Chondriosomen der quergestreiften Muskeln spielen nach den französischen Forschern eine wichtige ernährende Rolle für die kontraktile Substanz.

Regaud (1909) hat die Chondriosomen in der Herzmuskulatur vieler niederen und höheren Wirbeltiere, insbesondere des Hundes, untersucht. Beim Hunde sind die Chondriosomen gross und regelmässig an zwei Stellen angeordnet: 1:0 im centralen Cytoplasma und 2:0 zwischen den kontraktilen Fibrillen. Im Cytoplasma liegen sie ohne Zusammenhang miteinander und sind von verschiedener Form und Grösse: Körner von sphärischer oder unregelmässiger Form und Stäbchen. Die

Chondriosomen in der zweiten Anordnung scheiden die kontraktilen Fibrillen voneinander, liegen in der Höhe des Streifens Q und sind ebenso voneinander vollkommen isoliert. Sie dienen zur Ernährung der kontraktilen Elemente. Holmgren (1910) hat die Körner, unsere Chondriosomen, der quergestreiften Muskelfasern, in der Flügelmuskulatur von Insekten, Herzmuskulatur von Crustaceen und Säugetieren, in den Rumpfmuskeln von Insekten und Säugetieren genau untersucht und dabei beträchtliche Variationen derselben in verschiedenen Funktionsstadien beobachtet.

Holmgren unterscheidet Endoplasmakörner, die nach ihm mehr akzidenteller Natur sind und hauptsächlich aufgespeicherte Stoffe repräsentieren, und Exoplasmakörner, die mehr permanenter Natur sind und periodische stoffliche Umsetzungen aufweisen. Unter den Exoplasmakörnern unterscheidet er zwei Arten, die Q-Körner und die J-Körner, je nachdem sie in ihrer Orientierung den Querscheiben oder den isotropen Segmenten der Säulchen entsprechen. Die exoplasmatischen Körner überliefern der kontraktilen Substanz, den Querscheiben, gewisse speziell färbbare Stoffe, wodurch die ähnliche spezielle Färbbarkeit dieser Scheiben und der Körner bedingt ist. Im Ruhestadium sind die Säulchen am dünnsten und zeigen keine spezifische Färbung, die Körner dagegen haben ihren grössten Umfang und ihre intensivste spezifische Färbbarkeit. In der Kontraktionsphase dagegen sind die Körner verkleinert und zwischen den Säulchen findet sich eine diffuse verbreitete, spezifisch färbbare Materie. Das Stadium 2 von Holmgren entspricht einer Ruhepause zwischen den Kontraktionen, und der Kontraktionszustand entwickelt sich immer aus diesem Stadium, das durch spezifische Färbung der Querscheiben bedingt ist, wogegen die Körner selbst, die in ihrem Umfange abgenommen haben, ihre spezifische Färbbarkeit mehr oder weniger vollständig eingebüsst haben, indem die in ihnen be-

findliche spezifische Materie in die Querscheiben übergegangen ist. Während der Kontraktionsphase wird diese Färbbarkeit der Querscheiben regelmässig vernichtet.

In den Zellen des Stützgewebes, insbesondere in den Bindegewebszellen.

Ausser in den quergestreiften Muskelfasern hat Meves (1910, 1) das Schicksal der Chondriosomen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, insbesondere in der Sehne des Hühnerembryos verfolgt. Die Zellen des embryonalen Stützgewebes beim älteren Hühnerembryo, Bindegewebs-, Knorpelzellen, Osteoblasten und Knochenzellen enthalten ziemlich grobe Chondriosomen meist in der Form von stark gekrümmten und geknickten Fäden (Chondriokonten); Körner kommen auch vor. Die Beziehungen der Chondriokonten zu den kollagenen Fibrillen beschreibt Meves folgendermassen (1910, 1, S. 162 ff.):

Die Chondriokonten werden zuerst länger und erscheinen mehr gerade, sie nehmen an Grösse zu und werden epicellulär. Sie ändern dann ihre chemische Beschaffenheit, indem ihre Substanz nicht mehr Mitochondriareaktion gibt, färben sich aber nunmehr mit Fuchsin. Die zu den einzelnen Zellen gehörigen umgewandelten Chondriokonten, die in einer Reihe liegen, treten untereinander an ihren Enden in Verbindung, wodurch sog. präcollagene Fasern entstehen. Die Fibrillen ändern dann zum zweiten Mal ihre chemische Beschaffenheit, indem sie sich nunmehr mit Collagenfarbstoffen färben. Schliesslich werden sie von Zellen ganz frei. Es gelang Meves tatsächlich nachzuweisen, dass die Chondriokonten epicellulär werden, und also in eben derselben Lage zu liegen kommen, wo die jungen Bindegewebsfibrillen auftreten. „Allerdings", sagt Meves, „ist die Kette der Beweise insofern nicht geschlossen, als in den Figuren die Chondriokonten als getrennte Fadenstücke, die

jungen Bindegewebsfibrillen dagegen von vornherein kontinuierlich erscheinen. Letztere Tatsache ist meines Erachtens so, wie ich es oben zu tun versucht habe zu erklären, dass die Chondriokonten ihre Verbindung auf einem Stadium bewerkstelligen, auf welchem sie infolge ihrer veränderten chemischen Beschaffenheit durch die angewandte Methodik nicht darstellbar sind" (S. 165).

Ausser Meves haben u. a. folgende Verfasser Chondriosomen in den Zellen des Stützgewebes untersucht:

Samssonow (1910) in den Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen der Salamanderlarve.

Dubreuil (1911), der durch Untersuchungen an Fettzellen zu der Überzeugung gekommen ist, dass die Chondriosomen Fettbildner sind.

Früher hatten sich mehrere Forscher für die Chondriosomen als Fettbildner ausgesprochen: Regaud (1908, 3), männliche Geschlechtszellen, Bonnamour (1905), Champy (1909, 1), Mulon (1910), Colson (1911) in der Substantia corticalis der Nebenniere.

Renaut (1911) hat durch vitale Färbung mit Methylviolett 5 B in den grossen Knorpelzellen der langen Knochen vom Schafembryo Chondriosomen nachgewiesen.

In den Ganglien- und Gliazellen.

Chondriosomen sind in den nervösen Zellen u. a. von folgenden Forschern beobachtet worden:

In den Ganglienzellen. In embryonalen Ganglienzellen von Meves (1907, 1) und Hoven (1910, 2): Hühnerembryonen. Nach diesen Forschern werden die Neurofibrillen von Chondriosomen gebildet. Meves meint, dass alle Chondriosomen der embryonalen Ganglienzellen zur Bildung der Neurofibrillen verwendet werden, Hoven dagegen nimmt an, dass ein Teil

derselben in der Nähe des Kernes zurückbleibt und wahrscheinlich den Netzapparat von Golgi-Holmgren bildet.

Nageotte (1909) untersuchte die Ganglienzellen im Gehirn und Rückenmark des erwachsenen Kaninchens sowohl in der grauen als in der weissen Substanz. Die Chondriosomen der Ganglienzellen erscheinen in der Form von geraden oder gekrümmten Stäbchen verschiedener Länge und liegen in den Maschen des Spongioplasmanetzes. Die einzelnen Chondriosomen sind oft miteinander durch Anastomosen vereinigt, so dass sogar Netze von Chondriosomensubstanz entstehen können. Die Nissl-Schollen enthalten keine Chondriosomen.

In den Gliazellen. Chondriosomen haben Meves (1907, 1) in den Gliazellen von Hühnerembryonen, Nageotte (1909) beim Kaninchen und v. Fieandt (1911) beim erwachsenen Hunde untersucht. Meves hält es für wahrscheinlich, dass die Neurogliafasern von Chondriosomen gebildet werden. Die Fädchen des Neurogliazellengerüstwerkes schliessen jedes einen Chondriosomen ein. Nageotte fand in den Gliazellen des Kaninchens körnerförmige Chondriosomen und v. Fieandt in den Balken der Gliazellen des Hundehirns grobe Chondriosomen eingeschlossen. Ausserdem beobachtete Nageotte in den Ependymzellen des Kaninchens Chondriosomen in der Nähe des Kernes.

Chondriosomen in den Protozoen.

Bei seinen umfangreichen Chondriosomenuntersuchungen fand Benda (1899) diese Bildungen auch im Körper von Infusorien. Später sind die Chondriosomen und ihre Beziehungen zu früher bekannten Einschlüssen im Körper von den Infusorien besonders von Fauré-Frémiet (1907) beschrieben worden. Die Chondriosomen der Infusorien sind nach diesem Forscher individuelle Organellen, unabhängig vom Kern, und haben die Fähigkeit sich zu teilen.

Als Chromidien haben Forscher der Münchener Schule Zelleinschlüsse, die zum Teil mit unseren Chondriosomen identisch sein dürften, auch bei Protozoen beschrieben.

Chondriosomen in Pflanzenzellen.

Eine wichtige Erweiterung erhielt die Chondriosomenlehre durch den Nachweis von Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Die Reihe der Untersuchungen wurde von Meves (1904) eröffnet, welcher durch Untersuchungen an Tapetenzellen von Nymphaea feststellte, dass diese Zellen unzweideutige mitochondriale Bildungen desselben Aussehens wie in den tierischen Zellen enthielten. Seitdem haben sich mehrere Forscher mit den Chondriosomen in Pflanzenzellen beschäftigt: v. Smirnow (1906) in den Wurzelzellen von Hyacinthus orientalis, Tischler (1906) Pollen und Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden, Duesburg und Hoven (1910) Fruchtanlagen von Pisum, Phaseolus und Allium und in den Blättern von Tradescantia, Lewitzky (1910), Pensa (1910), Guilliermond (1911), J. Bonnet (1911) Tapetenzellen vieler Pflanzen und zuletzt Maximow (1913) am ungefärbten Objekt, Haare von Kürbiskeimlingen usw.

Lewitzky (1910) hat Pollenmutterzellen und Keimlinge von Asparagus officinalis untersucht, teilweise unter E. Strassburgers Leitung. In der Stengelspitze des Keimlings wandeln sich die Chondriosomen in Chloroplasten um, in der Wurzelspitze in Leucoplasten. Lewitzky beschreibt die Bildung der Trophoblasten durch die Chondriosomen in ähnlicher Weise wie andere Verfasser in verschiedenen Drüsenzellen die Plastenbildung beschrieben haben. Die Chondriosomen schwellen an, werden unregelmässig dick, hantelförmig, die Anschwellungen werden frei und wandeln sich in Trophoblasten um.

Pensa (1910) untersuchte die Fruchtanlagen vieler Pflanzen und kam unabhängig von Lewitzky zu demselben

Schluss, dass die Trophoblasten aus Chondriosomen hervorgehen.

Guilliermond (1911) hat in verschiedenen Organen vieler Pflanzen Chondriosomen gefunden. Auch nach ihm gehen die Trophoblasten aus Chondriosomen hervor. Die drei letztgenannten Verfasser haben in neuen Untersuchungen ihre früheren Untersuchungsergebnisse kontrolliert und dabei gefunden, dass die Chloroplasten und Leucoplasten mit Sicherheit Chondriosomenderivate sind. Maximow (1913) hat die Umwandlung von Chondriosomen in Trophoblasten am lebenden Objekt beobachten und die Ergebnisse der obengenannten Forscher in allen Punkten bestätigen können.

Morphologische Bemerkungen.

In diesem Abschnitt ist schon früher gesagt worden, dass die Chondriosomen in ihrem Aussehen einen wahren Polymorphismus darbieten. Die drei folgenden Formen, die untereinander alle Übergänge zeigen können, sind die allgemeinsten:

1:0 die Körnerform — Mitochondrien, 2:0 die Körnerreihen — Chondriomiten und 3:0 die Chondriokonten oder stäbchen- resp. fädchenförmigen Chondriosomen. Damit ist jedoch nicht die Morphologie derselben erschöpft, denn es kann auch mitochondriale Substanz in grösseren Haufen vorkommen, wie in dem Nebenkern der Spermatiden [Meves (1900)], in netzartiger Anordnung (Mislawsky, 1911, 1913 Pancreas des Kaninchens) usw.

Meves fand, dass in Embryonen im Dreiblätterstadium die Chondriokontenform die hauptsächliche Erscheinungsform der Chondriosomen ist. Die Chondriokonten und Chondriomiten entstehen durch Verdickung von Mitochondrien, und die letzteren durch Verkürzung von Fäden.

Rubaschkin (1910) beobachtete in den jungen Urgeschlechtszellen von Säugerembryonen hauptsächlich Mitochon-

drien; später treten die längeren Fäden auf. Nach diesem Verfasser sind die Körner die primitive Form der Chondriosomen; die auf späteren Stadien durch Verkürzung aus längeren Chondriosomen entstehenden Mitochondrien sind nicht mit den primitiven gleichzustellen. Auch van der Stricht (1910), Säugerembryonen im Zweizellenstadium und Tschoschin (1910), Vogelembryonen, beobachteten meistenteils die körnerförmige Gestalt der Chondriosomen.

Eine genaue Untersuchung der Körner hat gezeigt, dass sie selten vollkommen rund sind, sondern dass sie im Gegenteil mannigfaltige Abweichungen von der sphärischen Form darbieten; dadurch erhalten sie ein „unregelmässiges Aussehen" und unterscheiden sich von anderen Zelleinschlüssen u. a. von den serösen Drüsengranulis, die gut konserviert eine vollkommen sphärische Form haben.

Die Chondriosomen, von welchem Aussehen sie auch sonst sein mögen, zeichnen sich auch dadurch aus, dass sie immer kleinere Bildungen sind als die serösen Drüsengranula. Untereinander zeigen die Chondriosomen nicht unwesentliche Grössendifferenzen, so dass dieselben in einer und derselben Zelle sehr ungleich sein können. Dies hängt mit einer allgemeinen und fundamentalen Eigenschaft der Chondriosomen zusammen, sich durch Wachstum zu vergrössern und durch Abbau ihrer Stoffe zu verkleinern, und ist in manchen Zellformen allgemein beobachtet worden. Meves teilt mit, dass in der Zeit, wo im embryonalen Gewebe die Bildung von Differenzierungsprodukten — Myofibrillen, Bindegewebsfibrillen usw. — anfängt, die Chondriosomen beträchtlich an Grösse zunehmen (1908, 1910, 1). Duesburg (1909) konnte diese von Meves gemachte Beobachtung bestätigen; besonders deutlich kam das in Muskelzellen zum Vorschein; die Myofibrillen entstehen nach Duesburg nicht durch Verschmelzung, sondern durch Wachstum der Chondriosomen. Van der Stricht (1904, 1910), Loyez

(1909), Russo (1908) u. a. haben eine Grössenzunahme von Mitochondrien in den Eizellen beobachtet.

Ein cyklischer Ab- und Aufbau von Chondriosomensubstanz ist vor allem in den serösen Drüsenzellen beobachtet worden. Im Beginn einer Sekretionsphase können die Chondriosomen sogar eine Zunahme in der Grösse erfahren. Wenn aber die Sekretproduktion in grösserem Umfang begonnen hat, erfährt die Chondriosomensubstanz eine rasche, und wo die Sekretgranulabildung lebhaft vor sich geht, stetige Abnahme. Regaud (1908, 1 und 2), Nierenzellen bei Amphibien und Reptilien, Hauptzellen des Hundes, war der erste, welcher diesen Abbau der Chondriosomen bis auf kleine Reste in der Zellenbasis näher beschrieb. Dieselben Beobachtungen haben diejenigen späteren Forscher, die sich mit den serösen Drüsenzellen beschäftigt haben, gemacht: ein vollständiges Verschwinden der Chondriosomen in den Drüsenzellen wird in Abrede gestellt. In den Ruhestadien nach erschöpfender Sekretion werden die Chondriosomen neugebildet. In welcher Weise dies geschieht, darin ist man noch nicht einstimmig. Hoven (1910) und Schultze (1911) finden die Erneuerung der Chondriosomen durch Längsspaltung von zurückgebliebenen Chondriosomen wahrscheinlich; Mislawsky äussert keine bestimmte Auffassung, die Möglichkeit einer Längsteilung sei aber nach ihm nicht ausgeschlossen. Nach Regaud (1911) dienen die in der Zellbasis zurückgebliebenen Chondriosomen als Matrix bei der Chondriosomenregeneration.

Zu den charakteristischen Eigenschaften der Chondriosomen gehören noch die Artvariationen in der Grösse und im Aussehen derselben, welche von vielen Forschern beobachtet worden sind. Regaud und Mawas (1909, 1) teilen mit, dass die Chondriosomen in den Speichelröhren des Esels viel kleinere Bildungen sind als bei dem Hunde und der Katze. Champy (1909, 1911) fand, dass in den Darmepithelzellen des Frosches

feinere Chondriosomen vorkommen als bei anderen von ihm untersuchten Amphibien und Reptilien.

Auch eine „Binnenstruktur" ist in den Chondriosomen zuweilen beobachtet worden. Meves beschreibt (1908) und Duesburg bestätigt (1909) auch in diesem Punkte seine Ergebnisse, dass ein Teil der dickeren Stäbchen und der grösseren Körner „eine mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Schale und einen hellen Inhalt" zum Vorschein kommen lassen. Es wäre daher denkbar, dass das Dickerwerden der Fäden im wesentlichen auf einer Hohlraumbildung im Innern beruht (welche möglicherweise mit einer Auflockerung einhergeht). Eben dieselbe Strukturerscheinung, die Vacuolenbildung im Innern der Chondriosomen, ist von Regaud (1908, 3) in männlichen Geschlechtszellen beobachtet worden. Die Hohlraumbildung stellt Regaud in Zusammenhang mit der Fettsynthese; der Vacuoleninhalt schwärzt sich nämlich mit Osmium.

In den Ansichten über die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Chondriosomen zueinander herrscht keine Einigkeit. Wie bald unten näher dargelegt werden soll, stellte sich Benda ursprünglich aus theoretischen Gründen vor, dass die Mitochondrien in seinen Körnerreihen (Chondriomiten) durch eine wenig färbbare Substanz verbunden waren. Dieser von Benda angenommene Zusammenhang der Chondriosomen war jedoch hypothetischer Natur und kaum tatsächlich beobachtet. Es gibt jedoch eine Menge Beobachtungen, nach denen die einzelnen Chondriosomen, wenn es richtig ist in solchen Fällen mehr von individualisierten Chondriosomen zu sprechen, durch Verbindungsbrücken, die auch Mitochondriareaktion geben, miteinander verbunden werden, oder sogar netzförmige Zusammenhäufungen bilden. Meves (1907, 1) beobachtete in den Spermatocyten der Honigbiene „eine Anordnung von Chondriokonten in der Form eines Netzapparates" (S. 421). An den meisten

Objekten, Embryonalzellen, Echinidenei, konnte Meves jedoch beobachten, dass weder Verbindungsgelenke noch wirkliche netzförmige Zusammenlagerungen von Chondriosomen vorkommen (1908, 1910, 1 und 2, 1912). „Sie (die Chondriokonten) hängen niemals miteinander zusammen, sondern sie sind ganz selbständige „wohlindividualisierte" Gebilde. Häufig ziehen sie sich kreuzend übereinander hinweg, wodurch Zusammenhänge zwischen ihnen vorgetäuscht werden können" (1908 S. 834). „Ferner kann ich (Echinidenei, Altmannpräparate) nichts davon wahrnehmen, dass die Plastochondrien durch feine, weniger stark färbbare Fasern verbunden sind" (1912 S. 90). „Ich habe nun neuerdings Knorpelzellen von Embryonen sehr verschiedener Tiere, auch von Kaninchen und Meerschweinchen, unter Anwendung der Chondriosomenmethoden untersucht, habe aber niemals netzförmige Verbindungen von Chondriokonten beobachtet" (1910, 1 S. 160).

Regaud (1909) teilt mit, dass in den Herzmuskeln die Chondriosomen immer ohne jeden Zusammenhang miteinander sind.

Nageotte (1909) beschreibt, dass in den Ganglienzellen des Kaninchens die Chondriosomen oft miteinander vereinigt sind.

Mislawsky (1911) fand, wie schon erwähnt wurde, in den basalen Zellteilen im Kaninchenpancreas netzförmige Anordnungen von Chondriosomen.

Eine ganz besondere Lage der Chondriosomen ist von einigen Forschern in Zellformen, wo ein von dickeren Fäden gebildetes Netzwerk vorkommt, beobachtet. In den Schleimspeicheldrüsenzellen beschreiben Regaud und Mawas (1909, 1) Chondriosomen in den Fäden des Zellnetzwerkes eingelagert, und dieselbe Anordnung wird von Meves (1907, 1), Hühnerembryonen, und v. Fieandt (1911) für die Chondriosomen der Gliazellen des Hundegehirns beschrieben.

Retzius (1910) leugnet bestimmt das Vorhandensein eines netzförmigen Zusammenhangs der Chondriosomen (im Echinodermenei), sagt aber, dass sie sich dichotomisch teilen können.

Chondriosomen im Verhältnis zu anderen Zelleinschlüssen.

Man hat von seiten einiger Forscher denjenigen Forschern, die sich mit Chondriosomenuntersuchungen beschäftigt haben, den Vorwurf gemacht, dass diese neue Bezeichnungen — Mitochondrien, Chondriosomen usw. für bekannte Bildungen eingeführt haben, und in Frage gestellt, ob dadurch die Wissenschaft befördert werde (Retzius 1910). Gegen diese Einwürfe hat Meves (1912 und schon früher) bemerkt, dass frühere Forscher wohl mitochondriale Bildungen beobachtet haben — hierher gehören u. a. teilweise van Benedens und M. Heidenhains Mikrosomen, Flemmings Fila und Altmanns Bioblasten —, dass aber der Begriff der Chondriosomen viel umfassender und daneben bestimmter ist als derjenige der vorher beschriebenen Protoplasmaeinschlüsse. Die Chondriosomen werden charakterisiert nicht nur durch ihre Struktur und ihre mikrochemischen Eigenschaften, sondern auch, und das ist eben das wichtigste, durch ihre physiologische Aufgabe in den Lebensäusserungen der Zelle.

Schon in der Zeit, wo Benda seinen Mitochondrienbegriff einführte, sprach er Ansichten und Vermutungen über die Beziehungen der Mitochondrien zu früher bekannten Granula- und Fädchenbildungen aus. Was die Beziehung der Mitochondrien zum Flemmingschen Cytomitom betrifft, äussert Benda (1899), dass dieselben teils deutlich in den Plasmafäden eingefügt sind, teils durch ihre Anordnung (in Chondriomitenreihen) ihre Zugehörigkeit zu diesen erkennen lassen. Die Mitochondrien sind also, wie die Flemmingschen Fila,

intrafibrillär, d. h. Teile des Cytomitoms. Die Mitochondrien sollten demgemäss mit den Mikrosomen identisch sein. Dagegen konnte Benda damals die Altmannschen Bioblasten nicht in die Klasse seiner Mitochondrien einreihen, weil nach ihm die Bioblasten ausserhalb der Cytomitomfibrillen liegen sollten. In einigen Fällen, wie in Leberzellen, glaubte jedoch Benda, dass Altmann Mitochondrien vor Augen gehabt habe.

Nach Meves (1907, 1) ist die Bendasche Auffassung über die intrafibrilläre Lage der Mitochondrien dadurch entstanden, dass Benda sich vorstellte, dass in den Fällen, wo die Mitochondrien in Chondriomitenreihen lagen, die Einzelglieder derselben durch eine Zwischensubstanz verbunden seien, die nichts anderes seien als Teile des Cytomitoms.

Nach R. Goldschmidt (1904) sind Chromidien und Chondriosomen wenigstens zum Teil identisch und entstehen durch Umwandlung des ausgetretenen Kernchromatins. Für die Bildung der Chromidien-Chondriosomen durch Chromatineintritt ins Cytoplasma haben sich u. a. Popoff (1907), Wassilieff (1907), Giglio-Tos (1908) ausgesprochen, welche das Austreten des Chromatins beobachtet zu haben behaupten. Dagegen wird der nucleäre Ursprung der Chondriosomen von Meves (1910) und mehreren anderen Forschern bestimmt bestritten. Nach Meves sind die von Goldschmidt und anderen in den Metazoenzellen gefundenen Chromidien in vielen Fällen gar nicht mit Chondriosomen identisch. Ein Chondriosomenaustritt aus dem Kerne ist nach ihm niemals bewiesen worden. Gegen die Auffassung von den Chondriosomen als Kernderivaten äussern sich bestimmt Regaud und Mawas (1909, 2), Duesburg (1908, 1911, 1912), Hoven (1910), Lewitzky (1910), G. Arnold (1912) u. a.

Der „Apparato reticolare interno“ von Golgi. Meves hatte es in früheren Arbeiten für möglich erklärt, dass die

Netzapparate von Golgi mit Chondriosomen identisch sein könnten. Später (1910, 1) nachdem er sich durch Untersuchungen an Knorpel- und anderen Zellen verschiedener Embryonen davon überzeugt hatte, dass netzförmige Verbindungen zwischen den Chondriosomen tatsächlich nicht vorkommen, erklärt er, dass der Netzapparat, wenn er nicht ein Artefakt ist, eine andere Bildung repräsentieren muss, als die Chondriosomen (S. 160). Golgi (1909) hält die Identität der Chondriosomen und Netzapparate für unwahrscheinlich. Kolster (1913), der durch Veränderung in der Vorfixierung bei Verwendung der Golgischen Arsenik und der Cajalschen Urannitratmethode entweder den „Apparato reticolare interno" oder die Chondriosomen nachweisen konnte, bestreitet entschieden eine einfache Identifizierung dieser beiden Zelleinschlüsse.

Hoven (1910) hält es für wahrscheinlich, dass in Ganglienzellen des Hühnerembryos Chondriosomen, die in der Nähe des Kernes bleiben, den Netzapparat bilden.

Ergastoplasma. P. Bouin (1905), Champy (1909, 1), Prenant (1910), Hoven (1912), halten Ergastoplasma und Chondriosomen für ein und dieselbe Substanz, die bei verschiedener Technik ein verschiedenes Aussehen erhält.

Nach Prenant (1910, S. 277) sind die Ergastoplasmafäden Chondriosomen, die zum Vorschein kommen, wenn man eine Technik anwendet, die sich für die Herstellung von Chondriosomenstrukturen weniger gut eignet. Regaud (1908, 2) und Mawas (1909, 2) haben sich dagegen bestimmt gegen eine Identifizierung des Ergastoplasmas und der Chondriosomen ausgesprochen, ebenso Bensley (1911—1912), Pancreaszellen des Meerschweinchens.

Regaud hat (1908, 2) in den Hauptzellen des Hundes Ergastoplasma und Chondriosomen nebeneinander beobachtet.

Regaud und Mawas (1909, 2) bedienten sich desselben Objektes, Gl. submaxillaris des Menschen, das von P. Bouin früher angewandt worden war. Sie fanden erstens, dass in den Speichelröhren wohl Chondriosomen vorkommen, aber kein Ergastoplasma, und zweitens, dass Ergastoplasma und Chondriosomen sich histochemisch verschieden verhalten: die Essigsäure zerstört die Chondriosomen, nicht aber das Ergastoplasma; Formolfixation macht das Ergastoplasma undeutlich, lässt aber die Chondriosomen gut hervortreten. Regaud und Mawas (1909, 2), an die sich Lewitsky (1910) anschliesst, betonen weiter, dass auch die Chromosomen sich histochemisch verschieden als die Chondriosomen verhalten. Härtung in einer Flüssigkeit, die eine grössere Menge Essigsäure enthält, zerstört die Chondriosomen, konserviert dagegen gut die Chromatinkörner. Eine Härtung in formolhaltiger Flüssigkeit fixiert gut die Chondriosomen, macht aber das Chromatin undeutlich.

Flemmings Fila. Meves (1900, 1907, 1 und 2, 1910, 1 und 2, 1912) hält die Flemmingschen Fila für mitochondriale Bildungen. Nach ihm sind die Chondriosomen nicht innerhalb der feinen Cytomitomfibrillen gelegen, sondern im Gegenteil zwischen denselben, interfibrillär, zu welcher Überzeugung er schon 1900 bei der Untersuchung von Samenzellen bei Pygaera und Paludina gekommen war, und welche Ansicht er in mehreren späteren Arbeiten eingehend verteidigt hat (1910, 1 Bindegewebszellen beim Hühnerembryo, 1910, 2 weisse Blutzellen bei der Salamanderlarve). Meves betont ausdrücklich (1912 und schon früher), dass Flemming zwei Systeme von Fädchenbildungen beschrieben hat, die scharf voneinander gehalten werden müssen, erstens die äusserst feinen Cytomitomfibrillen, und zweitens die viel gröberen Fila, die mit Chondriosomen identisch sind.

Der Schüler Meves', Samssonow, hat (1910) durch Untersuchungen an Knorpel-Bindegewebs- und Epidermiszellen

bei der Salamanderlarve dazu beigetragen, die Identität der Chondriosomen mit den Flemmingschen Filis festzustellen. Auch Wallgren (1911) kam durch Untersuchungen an den Plasmazellen des Menschen zu dem Schluss, dass die Chondriosomen eine interfibrilläre Lage zwischen den Cytomitomfibrillen haben.

Altmanns Bioblasten. Durch die Bemühungen Meves' sind die Beziehungen der Chondriosomen zu den Flemmingschen Filis aufgeklärt worden. Durch vergleichende Untersuchungen an den weissen Blutzellen der Salamanderlarve mit seiner Chondriosomenuntersuchungsmethode und der Schriddeschen (1905) Modifikation der Altmannschen Granulamethode konnte Meves (1910, 2) die Identität der drei obengenannten Cytoplasmaeinschlüsse — Chondriosomen — Altmanns Granula — Flemmings Fila — feststellen. Ebenso Samssonow (1910) in seiner eben erwähnten Arbeit, wobei er sich derselben Methodik wie Meves bediente.

Für eine Identität der Altmannschen Bioblasten mit den Chondriosomen äussern sich durch Untersuchungen an anderen Zellformen, besonders an serösen Drüsenzellen, mehrere andere Forscher, wenn es sich nicht wie in einigen Fällen bei Altmann um Artefakte [z. B. Bioblasten in den roten Blutkörperchen bei Proteus (Champy, Meves)] oder, wie in den serösen Drüsenzellen, um Sekretgranula handelt: Regaud und Mawas (1909, 1), Prenant (1909, 1910), Champy (1909, 1, 1911), Hoven (1910, 1912) u. a.

Die chemische Zusammensetzung der Chondriosomen.

Betreffs der chemischen Natur der Chondriosomen haben es einige — meistens französische — Verfasser teils auf Grund mikrochemischer, farbenanalytischer Reaktionen und Löslichkeitsverhältnisse in verschiedenen Agentien teils durch eine

Interpretierung physiologisch-chemischer Tatsachen versucht dieselbe zu bestimmen und sind dabei mit einer anerkennenswerten Einigkeit zu dem Schlusse gekommen, dass die Chondriosomen Lipoidbestandteile enthalten. Regaud (1908, 1909), Policard (1909), Fauré-Frémiet, Mayer und Schaeffer (1909, 1 und 2), Mayer, Rathery und Schaeffer (1910), Russo (1912), wogegen die meisten Forscher bei seinen Chondriosomenuntersuchungen rein morphologische Betrachtungen angewandt haben und keine Anschauungen über die Zusammensetzung äussern. Meves (1910, 2) schreibt den Chondriosomen einen komplizierten Bau zu. Fauré-Frémiet, Mayer und Schaeffer haben gefunden, dass die Chondriosomen für die Phosphatiden charakteristische Reaktionen geben, und folgern, dass sie Fettsäurekomponente enthalten sollen. Nach Regaud (1908, 3) bestehen die Chondriosomen aus einer chemischen Verbindung einer Lipoidsubstanz mit einer Eiweisssubstanz. Nach diesem Forscher variiert die Zusammensetzung der Chondriosomen in den verschiedenen Zellformen beträchtlich, und Regaud hat dies auch mikrochemisch mit seiner Methode nachweisen können. Regaud gründet seine Auffassung von der chemischen Zusammensetzung der Chondriosomensubstanz u. a. auf folgende Eigenschaften derselben:

1:0 Löslichkeit in Essigsäure und in Alkohol. 2:0 Unlöslichkeit in einer Flüssigkeit, die Salze schwerer Metalle, wie Chromsalze, enthält. 3:0 Die Farbenreaktionen, welche, wenn auch für die Chondriosomensubstanz allein nicht spezifisch, Stoffen zukommen, die Lipoidbestandteile enthalten: die Myelinfibrillen, rote Blutkörperchen.

Biologische Rolle der Chondriosomen.

Meves' Theorie. Sich auf Untersuchungen in den embryonalen Zellen beim Hühnerembryo, wo er Chondriosomen

in allen Zellen gefunden hatte, und auf ihre Umwandlung in verschiedene Differenzierungsprodukte, wie Myofibrillen, Neurofibrillen usw., stützend, stellte Meves (1908) die Theorie auf, dass die Chondriosomen als das materielle Substrat für die verschiedensten Differenzierungsprozesse zu betrachten sind, welche bei der Sonderung des Embryonalleibes in verschiedenen Organen und Geweben vor sich gehen. In einer späteren Arbeit (1910, 1) ist es Meves gelungen seiner Theorie eine wichtige Stütze zu geben, indem er nachweisen konnte, dass die kollagenen Bindegewebsfibrillen Umwandlungsprodukte von Chondriosomen sind. Seitdem Meves seine obengenannte Theorie aussprach, und teilweise auch früher, sind, wie aus der oben gegebenen kurzen Zusammenstellung der Chondriosomenliteratur hervorgeht, eine Menge von Arbeiten erschienen, die dieselbe stützen und die sich unter anderem auf die Bildung von Sekretgranulis in den serösen Drüsenzellen, auf die Fettkörner, das Deutoplasma, Pigment usw. beziehen. Auch in den Fällen, wo es nicht gelungen ist die Bildung von paraplastischen Differenzierungsprodukten durch Chondriosomen nachzuweisen, gibt es nach Meves keine Ursache anzunehmen, dass die Chondriosomen auch in diesen Zellen eine wichtige Rolle in der von Meves angezeigten Richtung nicht spielen sollten. Für Meves sind also die Chondriosomen im Zelleben von der allergrössten Bedeutung. Sie vertreten die „primitive“ und „vitale“ Substanz (1908), „die Fundamentalstruktur des Protoplasmas“ (1912), welche nicht nur „das Anlagematerial für die verschiedensten Differenzierungen abgibt, welche im Lauf der Ontogenese auftreten“ (1912), sondern auch bei der Vererbung eine Rolle spielen. Schon Benda hatte (1903) an seine Chondriosomenuntersuchungen vererbungstheoretische Vermutungen geknüpft, die von Meves aufgenommen und in einer Reihe von glänzenden Untersuchungen weiterentwickelt sind, in denen u. a. die morphologische Kontinuität der Chondrio-

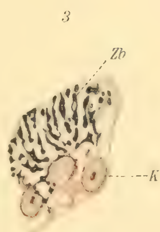
1



2



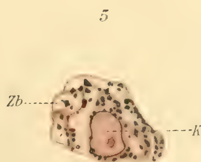
3



4



5



Werner u. Winter, Frankfurt a/M

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

somen von der einen Zellgeneration zur anderen bei Ascaris megalocephala (1911) und Parechinus miliaris (1912), wenn auch nicht bewiesen, so jedoch wahrscheinlich gemacht worden ist. Viele Autoren, Duesburg (1908, 1910), van der Stricht (1910), Giglio-Tos und Granata (1908) teilen die Ansichten von Meves über die Rolle der Chondriosomen bei der Vererbung, andere, wie Regaud (1909) und Prenant (1910), stellen sich denselben gegenüber sceptisch.

Ob neben den Chondriosomen und ihren Differenzierungsprodukten Faden- oder Netzwerke anderer Natur — etwa von der substantiellen Beschaffenheit der bei den Leucocyten vorhandenen Strahlung als natürliche Bildungen vorkommen, ist nach Meves (1910, 2) schwer zu entscheiden.

Regauds Theorie. Diese Anschauungen des französischen Forschers (1909, 2, 1911) über die biologische Bedeutung der Chondriosomen führen uns zu der berühmten Theorie von Ehrlich über die Partialfunktionen der Zelle über. Ehrlich zerlegt in seiner allgemein bekannten sog. Seitenkettentheorie den Vollbegriff der Zelle in eine grosse Zahl bestimmter Partialfunktionen. [Siehe Ehrlich: Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung. Berlin (1904). Vorwort, Artikel XXXII: Die Schutzstoffe des Blutes; sowie sein Nobelvortrag (1908)]. Wichtige Träger dieser Funktionen sind die sog. Rezeptoren, welche als Teile der Zellsubstanz oder Seitenketten des Protoplasmas zu betrachten sind, und denen die Aufgabe zukommt Stoffe verschiedenster Art, wie normale Stoffwechselprodukte, Arzneistoffe, Toxine usw. zu binden. Die Antitoxine sind abgestossene Bestandteile der Zelle und zwar im Übermass abgestossene Rezeptoren. Regaud schreibt der Chondriosomensubstanz dieselben biologischen Eigenschaften zu wie Ehrlich den Rezeptoren. Die Chondriosomen haben demgemäss nach dem französischen Forscher die Fähigkeit durch physiologisch-chemische Reaktionen, deren Natur zurzeit unbekannt ist,

Stoffe verschiedener Art, die entweder normalerweise im Protoplasma vorkommen oder akzidentell eingeführt worden sind, wie Arzneimittel, Gifte, Toxine, aufzunehmen und zu binden. Die in den Chondriosomen fixierten Stoffe werden je nach ihrer Art und der physiologischen Aufgabe der Zelle verarbeitet, toxische Stoffe werden unschädlich gemacht. In den Drüsenzellen geschieht die Synthese des Sekretes in den Chondriosomen. In der Muskulatur bereiten sie die für die kontraktile Substanz notwendigen Nahrungsstoffe. Wo in den Zellen eine Fettbildung geschieht, erscheinen die Fetttröpfchen als Umwandlung von Chondriosomen. Die Chondriosomen sind ein konstantes Zellorgan und werden auch von Regaud „Eclektosomen" genannt, um ihre biologische Funktion anzugeben.

Eine ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Bedeutung wie Regaud den Chondriosomen zuschreibt, hat Arnold (1907, 1911) seinen Plasmosomen, die nach Arnolds und Regauds Ansicht zum grossen Teil mitochondriale Bildungen darstellen, zugeschrieben. „Die Fadenkörner (Plasmosomen) dienen der Resorption, Assimilation, Synthese und Aufspeicherung, sie erfahren aber auch bei den mit Verdauung verbundenen Sekretionsvorgängen Veränderungen" (1911, S. 371). Andere Forscher haben ähnliche Ansichten ausgesprochen. Regaud (1909, 2) sagt aber auch ausdrücklich, dass die Chondriosomen nicht die einzigen Bestandteile des Zellkörpers sind, welche die Fähigkeit haben im umgebenden Cytoplasma liegende Stoffe zu binden, zu konzentrieren und in spezifische Produkte umzubauen. Regaud schreibt diese Eigenschaft auch den von ihm näher untersuchten sog. lipoiden Einschlüssen („les enclaves lipoïdes") zu. Diese letztgenannten Bildungen kommen jedoch nur in einzelnen Zellen, wie in Rindensubstanzzellen der Nebenniere, in so grosser Menge vor, dass sie in dieser Hinsicht eine grössere Rolle spielen könnten. Die hauptsächlichsten „fixa-

teurs éléctifs" sind auch nach Regaud die Chondriosomen. In seiner späteren Arbeit (1911) spricht er jedoch nicht mehr von den lipoiden Einschlüssen.

Finden sich die Chondriosomen als Bestandteile in einer jeden Zelle?

Benda (1903) fasste die Chondriosomen als spezifische Zellorgane auf, die in jeder Zelle vorkommen sollten. Meves (1910, 2) ist der Meinung, dass sie in jeder embryonalen Zelle bis zu einem gewissen Stadium, d. h. bis die paraplast'schen Differenzierungsprodukte — Muskel — Nerven — Bindegewebsfibrillen — sich durch die Tätigkeit der Chondriosomen entwickelt haben, vorkommen, nachher aber fehlen können. Meves hat Chondriosomen in älteren Bindegewebszellen auch nicht gefunden und, wie Benda, auch nicht in adulten Ganglienzellen, wohl aber in embryonalen Ganglienzellen. Regaud (1911) meint dagegen, dass Chondriosomen allem Anscheine nach allen Zellen auch des erwachsenen Individuums ohne Ausnahme zukommen. Der Umstand, dass man sie in einigen Zellformen nicht gefunden hat, kann von technischen Umständen abhängig sein.

In serösen Drüsenzellen ist das konstante Vorkommen von Chondriosomen in allen Stadien des Zellebens einstimmig von den Verfassern betont worden: von Regaud und Mawas (1909, 1), Hoven (1910, 1912), O. Schultze (1911), Mislawsky (1911), Bensley (1911—1912), Arnold (1912).

Korotneff (1909) dagegen hält die Chondriosomen für Bildungen vorübergehender Natur, „deren Anwesenheit durch einen besonderen (etwa embryonalen) Zustand des Protoplasmas bestimmt ist, der mit der grössten Lebenstätigkeit der Zelle zusammenfällt und wohl längere Zeit andauern kann" (S. 1014).

Duesburg (1911) stellt fest, dass Chondriosomen bis

jetzt mit Sicherheit in den folgenden somatischen Zellen der erwachsenen Gewebe nachgewiesen sind: In den Auskleidungsepithelien und den Drüsenepithelien, in den fixen und beweglichen Zellen des Bindegewebes und in den gestreiften Muskelzellen.

III. Die Technik.

Mitochondriale Bildungen sind mit den verschiedensten technischen Methoden mehr oder weniger deutlich nachgewiesen worden.

Was erstens die Färbungsverfahren betrifft, sind die drei folgenden Hauptmethoden für in verschiedener Weise gehärtetes und vorbehandeltes Material am meisten gebräuchlich.

1. Bendas sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolettmethode,

2. Die Eisenhämatoxylinmethode und

3. Säurefuchsinfärbung, gewöhnlich in der Form von Altmanns bekannter Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode entweder so wie Altmann sie selbst anwendete, oder in Schriddes (1905) Modifikation. Auch ist Säurefuchsin in anderer Weise als Mitochondrienfarbstoff angewandt worden, z. B. von Korotneff (1909) als Malloryfärbung.

Benda fand bei seinen mühsamen Versuchen eine spezifische Methode zur Mitochondriendarstellung zu finden, dass die Flemmingsche Härtungsflüssigkeit das beste Mittel für die Fixierung der Mitochondrien war, allerdings musste die Menge der Essigsäure bis auf ein Minimum verkleinert werden,

weil, wie es schon v. Brunn (1884) gefunden hatte, diese Säure die Eigenschaft hat die später als Mitochondrien bekannten Zelleinschlüsse aufzulösen — eine Erfahrung, die dann von mehreren Forschern bestätigt worden ist (Meves, Duesburg, Regaud u. a.). Die Essigsäure konnte nicht von der Härtungsflüssigkeit ganz weggelassen werden, weil man ohne Essigsäurezusatz eine schlechte Konservierung erhielt.

Die von Benda angewandte Modifikation der Flemmingschen Lösung hat folgende Zusammensetzung:

15 Vol. 1% Chromsäure,
4 Vol. 2% Osmiumsäure,
3 Tropfen Eisessig.

In dieser Lösung sollen die kleingeschnittenen Organstückchen 8 Tage liegen. Die Weiterbehandlung des Materials besteht in einer Chromierung (1:0 24 Stunden in einem Gemisch von Acid. pyrolignosum rectificatum und Sol. acid. chromic. 1:100 āā; 2:0 24 Stunden in Kaliumbichromat 2%) und schliesslich in einem Färbungsverfahren, das die Bendasche sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolettmethode genannt wird und von Benda selbst mit der Zeit ein wenig modifiziert worden ist. Die Färbungsmethode besteht darin, dass die dünnen Schnitte erst in einer alkoholischen Wasserlösung von sulfalizarinsaurem Natrium liegen und dann unter Erwärmen mit einer Lösung von Kristallviolett und Anilinwasser gefärbt und mit 30% Essigsäurelösung differenziert werden; dann folgt sorgfältiges Auswaschen, so dass die Präparate ganz frei von der bleichenden Essigsäurelösung werden, Entwässerung in Aceton statt in Alkohol, weil der Alkohol die Farbe sofort auslöst, und endlich Einschluss in Balsam. Benda hebt hervor (1903), dass die serösen Sekretgranula in Präparaten, die nach seiner Methode verfertigt worden sind, weniger deutlich zum Vorschein kommen, was auch von späteren Forschern bestätigt worden ist. Dies verringert den Wert der Bendaschen

Methode bei Untersuchungen an Drüsenzellen, wo es von besonderer Wichtigkeit ist Sekretgranula gut konserviert zu erhalten. Die Bendasche Methode wird in ihrer ursprünglichen Form jetzt wenig angewandt. Meves (1907, 1) hat die Bendasche Modifikation von Flemmings Härtungsflüssigkeit noch ein wenig verändert, so dass seine Härtungsflüssigkeit folgende Zusammensetzung hat:

15 ccm 1% Chromsäure mit Zusatz von 1% Kochsalz.

3—4 ccm 2% Osmiumsäure und

3—4 Tropfen Eisessig.

Als Färbungsverfahren wendet er aber gewöhnlich nicht Bendas sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolettmethode, sondern eine von ihm vorgenommene Modifikation von M. Heidenhains Eisenhämatoxylinmethode. Meves verfährt bei der Färbung folgenderweise:

1. Die Schnitte sollen 24 Stunden in einer 2—2,5%igen Lösung von Eisenoxydammon liegen.

2. Nach Abspülen mit destilliertem Wasser werden sie in eine 1% Hämatoxylinlösung übergeführt, und dürfen in dieser ebenso 24 Stunden liegen.

3. Nach Abspülung der Farbelösung mit Wasser werden die Präparate in üblicher Weise mit der Beizflüssigkeit differenziert.

Meves wendet ziemlich dicke Präparate an (ca. 5 Mikra), Hoven (1907, 1) wiederum 6—7 Mikra dicke Schnitte.

Wenn es nötig ist die Fettgranula zu entfernen, geschieht es nach Meves mit Terpentinöl, worin die Schnitte mehrere Stunden (bis 24) liegen sollen.

Auch empfiehlt Meves (1908, 1910, 2) die Altmannsche Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode für Chondriosomenuntersuchungen, besonders in der Schriddeschen (1905) Modifikation.

Die ursprüngliche von Altmann selbst angewandte Methode zu Granuladarstellungen (Elementarorganismen, II. Aufl., S. 32—33) war die folgende:

Härtung während 24 Stunden in der bekannten Altmann-schen Härtungsflüssigkeit, die aus gleichen Teilen von

5% Kaliumbichromatlösung und

2% Osmiumsäurelösung bestand.

Färbung unter Erwärmen in einer Lösung von kalt gesättigtem filtriertem

Anilinwasser 100 ccm und

Säurefuchsin 20 g.

Abfärbung in einer alkoholischen Pikrinsäurelösung. Die Schriddesche Modifikation der Altmannschen Granulamethode ist eigentlich für Blutuntersuchungen bestimmt. Schridde fixiert die Blutausstrichpräparate in Orths Härtungsflüssigkeit (Müllersche Flüssigkeit mit Zusatz von 10% Formol) während 12 Stunden, worauf die Präparate noch 12 Stunden in der Müllerschen Flüssigkeit ohne Formolzusatz liegen sollen. Danach sollen die Gläser 1/2 bis 1 Stunde in 1% Osmiumsäure liegen. Nach Abspülen folgt Färbung nach der Altmannschen Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode in gewöhnlicher Weise. Statt in der Orthschen Flüssigkeit härtete Meves auch in Altmanns Flüssigkeit oder sogar mit gutem Erfolg in einer Sublimat-Eisessig-Lösung.

Bei Verwendung der Altmannschen und Flemmingschen Flüssigkeit (sowohl in ihrer ursprünglichen Form als in den Modifikationen von Benda und Meves) können nur ganz kleine Gewebsstückchen fixiert werden, weil das Penetrationsvermögen der Osmiumsäure eine sehr mässige ist und die Erfahrung gezeigt hat, dass die osmiumhaltigen Härtungsflüssigkeiten nur so weit gut fixieren als sich die Osmiumwirkung erstreckt. Auch wenn ganz kleine Materialstücke angewandt werden, erfolgt eine genügende Fixation nur in den äussersten

Randschichten derselben, eine Erfahrung, die von vielen Forschern [Meves (1910, 1 u. a. Arbeiten), Kolster (1911), Mislawsky (1911), Champy (1911)] gemacht ist. Meves (1910, 1, S. 151) teilt mit, dass die Chondriokonten bei Anwendung der Flemmingschen Härtungsflüssigkeit „ausserhalb des Wirkungsbereichs der Osmiumsäure sich zunächst vielfach der Quere nach fragmentieren, und dass weiterhin die dadurch entstandenen Kügelchen ebenso wie etwa vorhandene Mitochondrien aufquellen.“ Mislawsky, der sowohl das Altmannsche Chrom-Osmiumsäuregemisch als die Flemmingsche Lösung angewandt hat, erhielt eine weit genügendere Fixation durch die erstere Härtungsflüssigkeit. Altmann (1894, S. 131) betont selbst, dass seine Flüssigkeit bei der Anwendung für einige Organe weniger gute Resultate liefert: „Es ist augenscheinlich nur ein Teil der Zellenelemente, der besonders in den Hauptzellen bei der Anwendung der beschriebenen Methoden (Fixation im Chrom-Osmiumsäuregemische, Färbung nach der Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode) in Erscheinung tritt, und es lässt sich annehmen, dass weitere Methoden auch weitere Ergänzungen bringen werden.“ Auch für andere Organe (z. B. die Schleimdrüsenzellen) erwies sich die Altmannsche Methode als wenig zuverlässig.

Regaud bedient sich bei seinen Mitochondrienuntersuchungen einer von ihm selbst ausgearbeiteten Methode (1910, Referat der Technik in deutscher Sprache in Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. 27, H. 3).

Die Regaudsche Methode, von der es viele Varianten gibt (4 Methoden), ist in ihren Grundzügen die folgende:

Methode I.

1. Fixation.	3% Kaliumbichromat	100	Teile
	Kristallisierter Eisessig	5	„
	Formol	20	„

Einwirkung während 24 Stunden oder mehr, sogar während 2—4 Tagen, doch muss die Flüssigkeit wenigstens einmal gewechselt werden.

2. Beizung der Präparate während einer Woche in einer 3%igen Lösung von doppeltchromsaurem Kalium bei Stubentemperatur. Auswaschen in fliessendem Wasser während 24 Stunden.

3. Beizung in einer 5—15%igen Lösung von Eisenalaun bis während 10 Tagen. Statt reine Eisenoxydammonlösung anzuwenden, kann zu derselben 1% reine konc. Schwefelsäure zugesetzt werden. Dann Beizung bei 35° Temperatur während 1—4 Tagen. Nach der Beizung Abspülen in fliessendem Wasser einige Minuten.

4. Färbung in 1%iger Hämatoxylinlösung, die 10% Glycerin enthält, während 24 Stunden.

5. Abspülen mit Wasser und Differenzierung mit 5%iger Eisenalaunlösung. Auswaschen mit Wasser, Entwässerung in Alkohol und Einschluss in Balsam.

In der vierten Methode Bendas ist die Essigsäure weggelassen, sonst ist die Fixierung und Weiterbehandlung des Materials wie in der ersten Methode. Fixierung in 10%iger Formollösung, Beizung in doppeltchromsaurem Kalium und Nachbehandlung wie in der Methode I.

Nach den verschiedenen Methoden erhielt Regaud verschiedene Resultate. Nach der ersten Methode werden die Mitochondrien der Spiralfäden der Spermien gefärbt, ungefärbt dagegen bleiben die Mitochondrien des ernährenden Syncytiums und der Auxocyten, oder sie treten bestenfalls nur blassgefärbt hervor.

Regaud hat von der Bendaschen Methode die Postchromierung aufgenommen, doch wendet er sie auf eine andere Weise als Benda selbst an. Regaud, der statt mit Chromsäure und Kaliumbichromat wie Benda, nur mit doppelt-

chromsaurem Kalium nachchromiert, und statt dessen eine längere Zeit beizt, nimmt an, dass das Chrom in den Mitochondrien ausfällt und diese in vielen Lösungsmitteln, besonders in Alkohol, unlösbar macht. Mit seiner Methode hat Regaud schöne Strukturbilder in vielen verschiedenen Zellformen zum Vorschein gebracht, in den Nierenzellen (1908, 1, 1909, 2), männlichen Geschlechtszellen (1910), in den Speicheldrüsenzellen (1909, 1 und 1909, 2 zusammen mit Mawas), in den Hauptzellen der Fundusdrüsen des Hundes (1908, 2) und in anderen Zellformen.

Die Vorzüge der Regaudschen Methode bestehen unter anderem darin, dass bei der Anwendung derselben grössere Materialstücke fixiert werden können, weil die statt der Osmiumsäure angewandte Formollösung ein weit grösseres Penetrationsvermögen hat als die Osmiumsäure. Die Regaudsche Methode hat auch in der Hand des Autors zu wichtigen Ergebnissen geführt. So hat Regaud unter anderem nachweisen können, dass in den serösen Drüsenzellen die Chondriosomen Matrix der Drüsengranula sind. Dennoch hält Champy (1911, S. 21) die Regaudsche Mitochondriendarstellungsmethode für eine der unzuverlässigsten aller Granulafixierungsmethoden, besonders ist dies der Fall bei der Anwendung derselben für die Darmschleimhaut. Champy, der die verschiedensten Zellformen auf Mitochondrien untersucht hat (1909, 1911), besonders Darmepithelzellen und seröse Drüsenzellen, fand, dass keine von den üblichen Mitochondrienmethoden (ausser Regauds hat er Bendas und auch Altmanns Methoden geprüft) befriedigende Resultate für die Darmepithelien, die ein technisch schwieriges Material sind, liefert. Champy bevorzugt folgende von ihm selbst zusammengesetzte Härtungsflüssigkeit (1911, S. 5)

3%	Kaliumbichromat	7 Teile
2%	Osmiumsäure	4 ,,
1%	Chromsäure	7 ,,

Welcher technischen Methode Champy sich auch bediente, er erhielt befriedigende Resultate nur für die Darmepithelzellen kaltblütiger Tiere (Amphibien, Reptilien), bei Säugern aber waren die Bilder undeutlich und durch allerlei Zelleinschlüsse gestört.

Die von Kolster ausgearbeiteten Methoden für Chondriosomenuntersuchungen haben Ähnlichkeit sowohl mit der Bendaschen als mit der Regaudschen Methode. Kolsters Methoden sind die folgenden (1911, S. 214—215).

Methode I.

Kolsters Hauptmethode, die von mir hauptsächlich angewandt worden ist.

a) Fixierung 3—5 mm dicker Scheiben 24 Stunden in

Formalin	20 Teile
Kaliumbichromat 5% Chromalaun 2%	80 „

b) Überführen für 3 Tage in (die von uns nach dem Autor genannte Kolsters Lösung I):

Kaliumbichromat	5,0 g
Chromalaun	2,0 „
Aq. dest.	100,0 ccm.

Die Flüssigkeit muss wenigstens einmal gewechselt werden.

c) 24stündiges Auswaschen in fliessendem Wasser.

d) Entwässerung mit Alkohol, Zedernöl oder besser Schwefelkohlenstoff, Paraffineinbettung.

Methode II.

Statt Chromalauns wird Fluorchrom in derselben Koncentration wie Chromalaun (2%ige Lösung) angewandt, sonst wie die Methode I. Die Lösung

Kaliumbichromat	5,0
Fluorchrom	2,0
Aq. dest.	100,0

wird von uns als Kolsters Lösung II bezeichnet.

Methode III.

a) Fixierung dünner Scheiben in 10—20%iger Formollösung, am besten 24 Stunden, aber auch länger fixiertes Material kann angewandt werden.

b) eine Woche dauernde Chromierung entweder in Scheiben oder als Schnitte im Brutschrank in Kolsters Lösung I oder II. Die Lösung muss mehrmals (am besten täglich) gewechselt werden.

c) 24 stündiges Auswaschen in fliessendem Wasser.

Die Schnitte müssen möglichst dünn sein. Dickere Schnitte als 3 Mikra sind kaum verwendbar, wenigstens für Gewebsteile, die grössere Mengen von Chondriosomen enthalten. Zum Aufkleben muss Eiweiss angewandt werden. Der Autor äussert selbst über die Verwendbarkeit der verschiedenen Methoden folgenderweise (S. 214): „Der Unterschied zwischen I und II liegt darin, dass sich einige Gewebsbestandteile diesen gegenüber nicht ganz gleich verhalten, ein Umstand, der für den speziellen Fall erprobt werden muss. III kann vorzügliche Resultate ergeben, ist aber nicht so sicher wie I und II.“ Die Methode III hat ihre grosse Bedeutung darin, dass in Formollösung fixiertes Material dadurch für Chondriosomenuntersuchungen verwandt werden kann, was mehrmals in unserem Laboratorium geschehen ist.

Das nach Kolsters Vorschriften vorbehandelte Material ist verschiedenen Färbungsmethoden zugängig.

1. Bendas sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolett.

a) Beizung in 4% Eisenoxydammon 24 Stunden oder mehr.

b) Rasches Auswaschen mit Wasser (besser Aq. dest.).

c) Färbung im Brutschrank während 24 Stunden oder mehr, bis die Schnitte deutlich gelbrot gefärbt sind mit einer Lösung von

3—5 ccm gesättigter alk. Lösung von sulfalizarinsaurem Natrium in

95 ccm Aq. dest.

d) Abtrocknen mit Fliesspapier.

e) Färbung während 24 Stunden mit Bendas Kristallviolettlösung in Anilinölwasser (Grübler) oder mit frisch bereiteter Lösung, entweder ohne Erwärmen oder durch kurzes Erwärmen des mit der Farblösung beschickten Präparates.

f) Abtrocknen mit Fliesspapier oder Waschen mit Aq. dest.

g) Differenzierung in 30% Essigsäurelösung unter Kontrolle des Mikroskopes.

h) Gründliches Auswaschen mit Wasser (besser Aq. dest.) wenigstens während 1 Stunde.

i) Abtrocknen mit Fliesspapier.

k) Aceton, Xylol, Zedernöl.

II. Eisenhämatoxylinfärbung.

a) 24 Stunden oder mehr Beizung in 4% Eisenoxydammon.

b) Auswaschen mit Wasser.

c) Weigerts Lithiumhämatoxylin oder M. Heidenhains 1% Hämatoxylin 24 Stunden oder mehr.

d) Waschen mit Wasser.

e) Differenzierung in Borax-Ferricyankalium unter Kontrolle des Mikroskopes.

f) Gründliches Auswaschen mit Wasser.

g) Alkohol, Xylol, Balsam.

III. Altmanns Anilinwasser-Fuchsin-Pikrinsäuremethode.

Kolster betont (S. 216), dass es oft vorteilhaft ist die Schnitte noch eine Zeitlang zu chromieren, ein Verfahren, das

von uns mehrmals angewandt worden ist, besonders für grössere Gewebsstücke.

Die Kolsterschen Chondriosomendarstellungsmethoden sind schon, ausser von dem Autor selbst, der die verschiedenartigsten Gewebe auf Chondriosomen untersucht hat, in mehreren Untersuchungen erprobt worden: Wallgren (1911), Plasmazellen des Menschen, v. Fieandt (1911), Gliazellen des Hundes, H. Buch (1911), Leberzellen der Taube, Hjelt (1912), Zellen der Tubuli contorti der Säugerniere. Wallgren hat eine Menge von Fixierungsmethoden angewandt, unter anderem die Kolstersche Methode III, die er verwendbar, nicht aber besser als gewisse andere Methoden fand.

v. Fieandt fand, dass beim Arbeiten nach Kolsters Methode I die Chondriosomen in den Gliazellen in ähnlicher Weise hervortreten, wie in der Schriddeschen Modifikation von der Altmannschen Granulamethode. In beiden Fällen waren die Chondriosomen (Gliosomen) „gross und plump", und waren in Knotenpunkten des Protoplasmanetzwerkes eingelagert. H. Buch beobachtete in Leberpräparaten, die nach der ersten Kolsterschen Methode dargestellt worden waren, in günstigen Fällen sowohl Chondriosomen als Protoplasmafäden zwischen denselben. Hjelt äussert, dass er schönere Strukturbilder mit der Kolsterschen als mit der Regaudschen Methodik erhalten hat. Selbst habe ich von Anfang 1911 an die Kolsterschen technischen Methoden bei meinen Arbeiten angewandt. Auf Anregung Prof. Kolsters fing ich damals mit Material vom Magen-Darmkanal zu arbeiten an. Zuerst wurden die Fundusdrüsenzellen (Haupt- und Belegzellen) des Magens untersucht. Die dabei gewonnenen erfreulichen Resultate veranlassten mich auch dazu, die Oberflächenepithelzellen des Magens und nachher die übrigen Epithelzellformen des Magens und der Darmwand zu untersuchen. Später habe ich die Gelegenheit gehabt Chondriosomen auch in anderen

Zellformen zu beobachten, z. B. Carzinom- und Sarcomzellen, im Mesenchym menschlicher Embryonen, in Drüsenzellen der Nasenschleimhaut, in Tränendrüsenzellen des Menschen, und dabei habe ich gefunden, dass diese Methoden überall gute Resultate liefern. Besonders gilt dies von den Methoden I und II, unter denen ich keine beträchtlichen Unterschiede habe finden können, so dass in den späteren Zeiten die erste Kolstersche Methode beinahe ausschliesslich zur Anwendung gekommen ist. In einigen Fällen, wo ich Formolmaterial habe anwenden wollen, habe ich mich der Methode III bedient, die auch sehr verwendbar ist, aber weniger sicher als diejenigen Methoden, in denen man sich der Kolsterschen Chromalaun oder Fluorchrom enthaltenden Härtungsflüssigkeiten I und II bedient. Auch habe ich parallel miteinander Darmmaterial, das in $3^1/_2$% Kaliumbichromat und 10% Formol und in Kolsters Lösung I fixiert war, nach der ersten Kolsterschen Lösung weiterbehandelt, um diese beiden Härtungsmethoden, die Regaudsche und die Kolstersche, direkt miteinander vergleichen zu können, und habe dabei gefunden, dass das Kolstersche Verfahren weit überlegen ist, wenn es gilt Chondriosomen zum Vorschein zu bringen. Auch habe ich die Regaudsche vierte Methode (Härtung in 3% Kaliumbichromat 100 Teile und 20 Teile Formol) auf Darmmaterial geprüft und gefunden, dass auch mit ihr Chondriosomen hervortreten können, dass man aber lange nicht so deutliche Strukturbilder wie beim Arbeiten mit der Kolsterschen Methode I oder II erhält. In den Darmepithelzellen, die nach der Regaudschen Methode präpariert worden sind, werden, wenn auch die Herstellung von Chondriosomen gelingt, was gar nicht immer geschieht, wenig Chondriosomen zum Vorschein gebracht, und die Strukturbilder werden von allerlei Granulabildungen beträchtlich gestört. Es ist in den Regaudschen Präparaten nicht immer möglich zu entscheiden, was zu

den Chondriosomen gehört und was nicht. Was speziell die Darmepithelzellen betrifft, erhielt ich mit der Altmannschen Anilinwasser-Pikrinsäuremethode für osmium-chromsäurefixiertes Material Strukturbilder, die den Kolsterpräparaten mehr ähnelten als den mit der Regaudschen Methodik gewonnenen. Die Kolstersche Methodik übertrifft aber auch die Altmannsche wesentlich. Schon dadurch, dass nach der Kolsterschen Methode grössere Materialstücke angewandt werden können, gewinnt die letztere einen grossen Vorzug vor der Altmannschen; dieser Umstand hat es mir möglich gemacht die verschiedenen Zellformen in der dicken Darmschleimhaut des Hundes zu untersuchen.

Als Färbungsmethoden habe ich mich hauptsächlich der folgenden bedient:

1. Bendas sulfalizarinsaures Natrium, nach den näheren Vorschriften Bendas und Kolsters.

2. Der Eisenhämatoxylinmethode und

3. der Altmannschen Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode.

Die Resultate mit den beiden ersten Färbungsmethoden sind ungefähr dieselben. Doch nicht ganz. Denn in serösen Drüsenzellen (den Hauptzellen) und in den Belegzellen nehmen, wie schon E. Müller betont, nicht alle Sekretgranula (resp. Chondriosomen) die Eisenhämatoxylinfarbe an, und das gilt hauptsächlich für solche Granula, welche ein gewisses Stadium von Auflösung in Sekret durchgemacht haben. Solche Granula bleiben ungefärbt in Eisenhämatoxylin; sie werden aber von Kristallviolett gut gefärbt, wodurch in Kristallviolettpräparaten mehr Sekretgranula (oder in Belegzellen Chondriosomen) als in Eisenhämatoxylinpräparaten gefärbt werden. Bei Anwendung von Eisenhämatoxylinfärbung kann dies dadurch vermieden werden, dass man nach den Vorschriften E. Müllers (1898) die Eisenhämatoxylinpräparate mit Säurefuchsin nachfärbt, wodurch eben diejenige Sekretgranula, welche in Eisen-

hämatoxylinpräparaten nicht oder nur wenig Farbstoff annehmen, von Fuchsin rot gefärbt werden. Durch ein solches Verfahren verlieren die Präparate etwas an Deutlichkeit. Die Eisenhämatoxylinfärbung zeigte sich in einigen anderen Fällen (für die Ösophagusdrüsenzellen und die Pylorus- und Brunnerschen Drüsenzellen) in bezug auf das Hervortreten der Chondriosomen weniger günstig als die Kristallviolettfärbung, weil sich das in diesen Drüsenzellen vorkommende cytoplasmatische Netzwerk, in dem die Chondriosomen eingelagert sind, intensiv von Eisenhämatoxylin gefärbt wird, wodurch die Chondriosomen ohne vorausgehende sehr starke Chromierung schwer nachweisbar sind. Damit will ich nicht gesagt haben, dass die Eisenhämatoxylinmethode bei Chondriosomenuntersuchungen nicht ebensogut wäre wie die Kristallviolettmethode; ich will aber hervorheben, dass ich die Vorzüge der Eisenhämatoxylinmethode vor der von Benda für Chondriosomenuntersuchungen ausgearbeiteten Kristallviolettmethode nicht habe merken können, und dass die letztere es verdient bei diesbezüglichen Untersuchungen mehr zur Anwendung zu kommen, als es zurzeit geschieht. Meine sämtlichen Zeichnungen sind, mit Ausnahme der Fig. 12, nach Kristallviolettpräparaten entworfen.

Nach Kolsters Vorschrift vorbehandelte Präparate sind auch der Säurefuchsinfärbung zugängig, entweder in der von Altmann angegebenen Weise mit Erwärmen, oder einfach so, dass die Schnitte eine längere Zeit in einer Säurefuchsinlösung liegen bleiben und nachher mit Pikrinsäure entfärbt werden; die Chondriosomen werden intensiv rot gefärbt, treten aber nicht so deutlich hervor wie in Eisenhämatoxylin- oder Kristallviolettpräparaten, weil die Grundsubstanz der Zelle auch rot gefärbt wird. Die Malloryfärbung, die Korotneff (1909) empfiehlt, fand ich für mein Material kaum verwendbar, weil ich zwar eine diffuse Färbung erhielt, selten aber eine Herausdifferenzierung von Chondriosomen.

Weil mein Material technisch so verschiedenartig war (man denke nur an Ösophagusdrüsenzellen und Darmepithelzellen), waren auch die technischen Bedingungen sehr verschieden. Ich werde darum im folgenden, wenn ich von meinen Untersuchungsergebnissen berichte, einige weitere technische Details, die von Interesse und für künftige Forscher vielleicht von einigem Nutzen sein können, diskutieren.

IV. Ösophagusdrüsenzellen.

Eigene Beobachtungen, Figg. 1—5.

In der Literatur kommen Angaben über mitochondriale Bildungen in den Ösophaguszellen nicht vor.

Meine Untersuchungen umfassen nur die sog. „eigentlichen Ösophagusdrüsenzellen" beim Hunde, die in der Submucosa liegen, und die als echte Schleimdrüsen angesehen werden. Verschiedene Stadien wurden untersucht mit Anwendung der Kolsterschen Methodik.

Hungerstadium (Fig. 1). Die Zellen sind von sehr wechselnder Form: kubische, rectanguläre und pyramidenförmige, deren Spitze gegen das Lumen gerichtet ist, und deren Basis der Membrana propria aufliegt. Der Kern ist klein, dunkelgefärbt, platt, scheiben- und halbmondförmig, dicht gegen die Membrana propria gedrängt. Der Zelleib ist dicht aufgefüllt mit granulären und filaren Gebilden von wechselnder Form und Grösse. Je höher und schmäler die Zelle ist, um so ausgeprägter sind diese Bildungen parallel der Hauptachse der Zelle angeordnet, ohne dass diese Anordnung jedoch besonders regelmässig wäre. Sind die Zellen niedriger, kubisch

oder von unregelmässiger Form, so zeigen die granulären und filaren Einschlüsse keine bestimmte Anordnung. Diese Einschlüsse liegen nicht frei im Cytoplasma, sondern sind in den Fädchen eines groben Netzwerks, das Maschen von verschiedener Grösse bildet, eingeschlossen. Die granulären und filaren Bildungen, welche unser hauptsächlichstes Interesse erregen, sind in gut gelungenen Präparaten wohl von dem Netzwerk unterscheidbar. In weniger gut gelungenen Präparaten, besonders in solchen, welche zu wenig chromiert sind, färbt sich das intrazelluläre Netzwerk so stark, dass die Chondriosomen nicht zum Vorschein kommen. In guten Präparaten dagegen erscheinen sie als wohl begrenzte Gebilde von verschiedenem Aussehen. Sie sind selten vollkommen rund, oft oval oder von unregelmässiger Form. Man sieht klümpchenförmige Gebilde, Stäbchen, Fädchen, die meistens unregelmässig gebogen und in ihrer Kontinuität mit Verdickungen versehen sind. Sie finden sich im ganzen Zelleib zerstreut und sind ziemlich gleichmässig verbreitet. Bisweilen kann man sogar in den mittleren Teilen der Zelle eine dichtere Anhäufung dieser Granulabildungen sehen. In diesen Teilen ist auch das Netzwerk oft verdichtet.

Die Granulabildungen sind schwer färbbar und kommen bei Behandlung mit gewöhnlichen technischen Hilfsmitteln nicht zum Vorschein, weswegen sie bisher nicht beobachtet worden sind. Färbt man z. B. einen in Kaliumbichromat-Formalin fixierten dünnen Schnitt einer Ösophagusdrüse mit Delafields Hämatoxylin, Hämatein oder Eisenhämatoxylin, so erhält man wohl eine gewisse Körnelung des Protoplasmas und eine reticuläre Plasmastruktur desselben Aussehens wie in Kolster-Benda-Präparaten, aber Chondriosomen werden dabei nicht herausdifferenziert.

Die oben beschriebenen granulären Bildungen können mit gutem Grunde zu Bendas Mitochondrien gezählt werden. Sie

kommen zum Vorschein unter Anwendung der Kolsterschen Methodik, welche sich ausgezeichnet zur Darstellung von Mitochondrien erwiesen hat. In einem Cytoplasmanetzwerk eingeschlossene mitochondriale Gebilde sind von v. Fieandt (1911) in Gliazellen des Hundes und von H. Buch (1911) in Leberparenchymzellen der Taube bei Anwendung der Kolsterschen Methodik beschrieben worden und besonders genau von Regaud und Mawas in Schleimspeicheldrüsenzellen bei Säugetieren (1909, 1).

Ösophagusdrüsenzellen drei Stunden nach einer Pilocarpininjektion. 50 mg Pilocarpinchlorat subcutan (Figg. 2—3—4).

Die Bilder, welche man jetzt von den Ösophagusdrüsenzellen erhält, weichen in vielen Hinsichten in so hohem Grade von dem der Zellen im Ruhestadium ab, dass sie einem ganz anderen Drüsenzellentypus anzugehören scheinen. Während in Präparaten von hungernden Tieren die Zellen, obgleich in Grösse und Form wechselnd, doch ein einigermassen homogenes Aussehen hatten, treffen wir in diesen Präparaten auf ein wechselvolles Bild. Die Zellen haben an Grösse abgenommen, so dass sie wie zusammengeschrumpft aussehen, und sind dicht aneinander gedrängt. Es ist schwer zu entscheiden, ob die absolute Anzahl der Zellen grösser oder kleiner ist als im Ruhestadium. Mitosen werden nicht beobachtet.

Untersucht man einen Kolster-Benda-Schnitt einer Ösophagusdrüse von pilocarpinisiertem Hunde mit schwacher Vergrösserung, so sieht man im Präparate abwechselnd helle und dunkle Punkte. Bei Untersuchung mit stärkeren Linsen sieht man, dass die dunklen Punkte entweder aus vollkommen dunkelgefärbten Zellen oder aus Zellen mit einer basalen, dunkelgefärbten und einer äusseren hellgefärbten Zone bestehen. Das Verhältnis zwischen diesen beiden Zonen wechselt in hohem Masse. In einem Teil der Zellen, die zahlreich vor-

kommen, ist der grösste Teil des Zellkörpers hellgefärbt und nur ein schmaler, basaler Streifen der Zelle dunkelgefärbt. Es sind diese Zellen, in denen die helle Zone überwiegt, welche die hellen Punkte im Präparate bilden. Was sofort auffällt, ist die wechselnde Lage des Zellkerns. In einigen Zellen liegt dieselbe, wie in weniger lebhaft funktionierenden Zellen gewöhnlich, an der äussersten Basis der Zelle, dicht an der Membrana propria, in anderen dagegen ist der Zellkern mehr oder weniger vom basalen Zellteile entfernt und befindet sich an der Grenze zwischen der helleren und der dunkleren Zellzone (Fig. 3). Auch kommen Zellen vor, in denen der Zellkern im entgegengesetzten Zellteile dem Lumen zunächst gelegen (Fig. 4), oder mitten im Zellkörper ringsum von Granula umgeben ist (Fig. 5). Kurz gesagt, die in diesem Stadium beobachteten Strukturbilder sind die mannigfaltigsten und verdienen näher besprochen zu werden.

Fig. 2 gibt eine Zelle wieder, in der die Chondriosomen im grössten Teil der Zelle verschwunden sind; nur an der basalen Peripherie der Zelle sind sie noch zu beobachten und haben ein etwas anderes Aussehen als in ruhenden Zellen. Sie liegen wie in diesen in einem Cytoplasmanetzwerk eingeschlossen, erscheinen aber als gröbere, besser individualisierte Gebilde als in den ruhenden Zellen.

Fig. 3 gibt eine Zellgruppe von einem ganz anderen Aussehen wieder. Mehr als die Hälfte des Zelleibes ist dunkel, der Kern befindet sich an der Grenze zwischen der hellen und der dunklen Zellzone (K). Die dunkle Färbung rührt von groben, wohlkonturierten, hauptsächlich der Hauptachse der Zelle parallel angeordneten Chondriosomen her, welche, sowohl in der Längs- wie in der Quervorrichtung durch eine Substanz, welche dieselbe Farbe annimmt, miteinander zu einem zusammenhängenden Netzwerk verbunden sind.

Fig. 4 gibt eine Zelle wieder, deren ganzer Leib von wohl-

begrenzten groben Chondriosomen dicht angefüllt ist, und deren Kern eine Lage einnimmt, die derjenigen im Ruhestadium (Fig. 1) völlig entgegengesetzt ist, denn während derselbe im Ruhestadium dicht an die Membrana propria gedrängt ist, befindet er sich in jener am entgegengesetztem Pole der Zelle, d. h. an der äussersten Spitze des Zellteiles, welcher an das Lumen des Drüsenganges grenzt.

In Fig. 5 hingegen sieht man einen Repräsentanten eines Zelltypus, in dem der Kern eine centrale Lage einnimmt und die Chondriosomen nicht so dicht beieinander liegen, wie in der vorigen Zellform. Zwischen den Chondriosomen, welche in dieser Zelle gröber sind als in den Zellen im Ruhestadium, sieht man nämlich Partien des Zelleibes, welche sich durch ihr homogenes Aussehen und ihre hellere Farbe auszeichnen.

Wie soll diese Mannigfaltigkeit von verschiedenen Zellformen erklärt werden? Weiter unten will ich versuchen die Strukturbilder zu deuten; doch will ich zuvor auf die diesen Stoff berührenden Literaturangaben eingehen.

Literatur.

Nach Haanes (1903) umfassenden Untersuchungen über die Ösophagusdrüsen verschiedener Haussäugetiere stellen dieselben beim Hunde sowie bei mehreren anderen Haussäugetieren in der Submucosa liegende, tubulöse oder alveolotubulöse Schleimdrüsen dar. Beim Hunde erstrecken sich diese Drüsen in einer zusammenhängenden Schicht durch die ganze Speiseröhre bis auf die Magenschleimhaut her, wo sie leicht mit den sog. Cardiadrüsen verwechselt werden können.

Beim Menschen sind die eigentlichen Ösophagusdrüsen ebenfalls Schleimdrüsen [Schaffer (1897)]. Man hat sogar Gianuzzische Halbmonde in ihnen beschrieben. Nach Schaffer ist dies irrtümlich, indem man sekretleere oder im

präsekretorischen Stadium befindliche Schleimzellen oder Gruppen von solchen mit Halbmonden verwechselt hat. Beim Hunde sind dagegen keine Halbmonde beschrieben worden, sondern die Ösophagusdrüsen sind stets als reine muköse Drüsen aufgefasst worden.

Was den feineren histologischen Bau der Schleimdrüsenzellen betrifft, so liegen, soviel ich weiss, keine Untersuchungen von Ösophagusdrüsenzellen vor, um so reichlicher aber von anderen Schleimdrüsenzellen. In diesem Zusammenhang sind besonders Altmanns (1894) und E. Müllers (1896) sowie Regauds und Mawas' (1909, 1) Forschungen auf diesem Gebiet von Interesse.

Altmann stellte sich den Sekretionsvorgang in den Schleimdrüsenzellen folgendermassen vor und teilt auch Bilder zur Beleuchtung seiner Beschreibung mit (Elementarorganismen, II. Aufl., S. 131—132). Altmann ist der Ansicht, dass die Schleimbildung in den Schleimdrüsenzellen ebenso wie in den serösen Drüsenzellen und in allen Drüsenzellen überhaupt ein granulärer Vorgang sei. Ruhende Schleimzellen, welche mit Schleim gefüllt sind, bildet Altmann hellgefärbt und ein Cytoplasmanetzwerk enthaltend ab. In den Maschen des Netzwerkes liegt der Schleim in der Form von hellen Massen.

Infolge der Pilocarpinwirkung treten grosse Veränderungen der Schleimzellen auf, so dass dieselben 2 Stunden nach einer subcutanen Injektion der üblichen Dosis, 50 mg Pilocarpinchlorat, in hohem Grade destruiert erscheinen: die hellen Schleimpartien sind verschwunden, ebenso das Cytoplasmanetzwerk, an dessen Stelle zahlreiche „vegetative Fädchen" aufgetreten sind (Taf. 28, Figg. 1 und 2). Nach Verlauf dieser Zeit fangen die Schleimzellen an sich wieder zu erholen (Taf. 29, Fig. 2). Aus den vegetativen Fädchen entstehen Granula, welche Vorstadien des Schleimes sind.

E. Müller (1896), welcher ebenfalls die Morphologie der

mukösen Schleimdrüsenzellen genau untersucht hat, hielt Altmanns Chrom-Osmiumgemisch sowie Kaliumbichromat-Formol für die geeignetsten Härtungsflüssigkeiten zur Beibehaltung der vitalen Struktur der Schleimzellen. Müller beschreibt hauptsächlich dieselben Strukturbilder wie Altmann. Im Ruhestadium ein Cytoplasmanetzwerk, in dessen Maschen die Schleimgranula liegen, welche in Formolpräparaten nicht von Eisenhämatoxylin gefärbt werden. Zwei Stunden nach der Pilocarpininjektion sind die Schleimgranula verschwunden, und „der Zellkörper besteht aus einem homogenen unfärbbaren Protoplasma, worin feine Fäden hauptsächlich parallel der Längsachse der Zelle verlaufen" (= Altmanns vegetative Fädchen). Unter der Einwirkung des Pilocarpins boten die serösen Drüsenzellen dieselben Bilder dar, wie die Schleimzellen unter denselben Verhältnissen: die Sekretgranula sind verschwunden, und an ihrer Stelle sieht man wie in den Schleimzellen feine, mit Eisenhämatoxylin blau gefärbte Fädchen im Zellkörper (S. 643). Sowohl Altmann wie E. Müller fanden also die morphologischen Verschiedenheiten zwischen den Schleimzellen und den serösen Drüsenzellen in Stadien von maximaler Reizung verwischt. Die vegetativen Fädchen, welche in Altmanns Theorien eine so grosse Rolle spielen, finden sich also auch in den Schleimzellen. Sie sind auch in diesen Zellen in Ruhestadien nicht zu finden und treten erst in Sekretionsphasen auf, wo die sekretorische Funktion der Zelle stark in Anspruch genommen und die Sekretbildung eine lebhafte ist.

Regaud und Mawas (1909, 1) haben Mitochondrien in den Zellen der mukösen Speicheldrüsen — Parotis und Submaxillaris des Hundes, der Katze und des Esels — beschrieben. Sie sind nach diesen Forschern in Form von Körnchen und kurzen Fädchen „dans les travées protoplasmiques intervacuolaires" zu finden. Der Aufsatz enthält keine Mitteilungen über ihre Veränderungen in verschiedenen Funktionsstadien. Hoven

(1912) beschreibt lange, gekrümmte, in der Längsrichtung der Zelle verlaufende Chondriosomen und ähnliche Vorgänge während der Sekretion wie in den serösen Drüsenzellen; also eine Plastenbildung, wodurch die Chondriosomen allmählich während der Sekretion bis auf kleine Reste in der Base der Zelle aufgespeichert werden, und auch Sekretgranula ähnlicher Art wie die von den serösen Drüsenzellen bekannten darstellen. Die Ergebnisse Hovens stehen mit denen von Regaud und Mawas in scharfem Widerspruch und erinnern sehr an die von Altmann (1894) und E. Müller (1896).

Zusammenfassung und Diskussion über Ösophagusdrüsenzellen.

Was Altmanns und E. Müllers oben referierte Beschreibungen fädiger Strukturen in Schleimdrüsenzellen von pilocarpinisierten Tieren betrifft, glaube ich, dass diese Fädchen zum Teil den von mir in Ösophagusdrüsenzellen von pilocarpinisierten Hunden beschriebenen Chondriosomen entsprechen. Die Unterschiede zwischen den Strukturbildern der beiden Forscher und den meinigen sind ja recht gross, können aber sehr wohl durch die verschiedene Technik, die angewandt wurde, erklärt werden. Dass diese beiden Forscher in geladenen Schleimdrüsenzellen diese fädigen Bildungen nicht wiedergefunden haben, wie später Regaud und Mawas und jetzt zuletzt ich, ist leicht verständlich. Die Chondriosomen schmelzen nämlich in Präparaten, die nach den üblichen Methoden dargestellt worden sind, gewöhnlich mit dem groben cytoplastischen Netzwerk zusammen, und es ist eine besondere Technik (vor allem eine starke Chromierung) erforderlich, um sie herauszudifferenzieren. Die Chromierung bewirkt, dass das Cytoplasmanetzwerk bei der Nachfärbung in demselben Masse undeutlicher wird, in dem die Chondriosomen deutlich

werden. Besonders die Altmannsche Methode gibt bei „geladenen" Schleimdrüsenzellen unbefriedigende Resultate.

In Schleimdrüsenzellen von nüchternen Tieren hingegen konnte Altmann seine vegetativen Fädchen, welche ja nach seiner Theorie nicht in der Zelle präformiert sind, sondern während forcierter Sekretionsperioden auftreten, nicht gut zum Vorschein bringen. Die Abbildungen Altmanns (Taf. 28, Fig. 1) von geladenen Schleimdrüsenzellen zeigen uns ein cytoplasmatisches Netzwerk mit regelmässigen Maschen, welche viel kleiner und regelmässiger sind als die von mir beobachteten und mit diesen nicht identisch sein können. Auch sieht man bei Altmann einige rotgefärbte Streifen, welche zu gross und plump sind, als dass sie mit Chondriosomen identifiziert werden könnten. Allem Anscheine nach sind diese Streifen Teile des in Altmann-Präparaten schlecht hervortretenden intrazellulären Netzwerkes.

Was die Auffassung des Sekretionsprozesses betrifft, kann auch ich nicht Altmanns Auffassung teilen, wonach derselbe in den Schleimdrüsen mit demjenigen in serösen Drüsenzellen völlig übereinstimmen sollte, sondern ich muss im Gegenteil betonen, dass der Sekretionsprozess in den Schleimdrüsenzellen ganz anders verläuft als in serösen Drüsenzellen. Ich stelle mir vor, dass die Sekretion in den Ösophagusdrüsenzellen folgenderweise geschieht.

In Stadien, wo die Ösophagusdrüsenzellen wenig Sekret sezernieren, sammelt sich das nach und nach gebildete Sekret in amorphen, wenig färbbaren Massen im Zelleibe in den Maschen des Netzwerkes, worin die Chondriosomen eingeschlossen sind (Fig. 1). Unter gewöhnlichen Verhältnissen, wo die Sekretion nicht allzu reichlich ist, kann das produzierte Sekret allmählich in das Drüsenlumen abgeliefert werden, ohne dass die Struktur der Zelle in höherem Masse verändert wird, indem die Sekretbildung mit der Sekretausscheidung in Gleich-

gewicht ist. Anders verhält es sich, wenn die Ösophagusdrüsenzellen infolge der Einwirkung eines zu heftiger Sekretion reizenden Mittels, beispielsweise einer genügenden Dosis von Pilocarpin, sezernieren. Bei der reichlichen Schleimbildung wird so viel Sekret abgeliefert, dass die Zelle kaum imstande ist neues in demselben Masse wieder zu bilden, obgleich ihre sekretorische Kraft ad maximum in Anspruch genommen ist. Die gewaltsame Sekretion bewirkt grosse Veränderungen der inneren Struktur der Zelle, was sich u. a. darin äussert, dass das intrazelluläre Netzwerk, in dem die Chondriosomen eingeschlossen liegen, und die Chondriosomen selbst, in grösserem oder kleinerem Masse verschwinden. Gewöhnlich beginnt diese Destruktion der Zellstruktur, wofür die Auflösung des Netzwerkes und der Chondriosomen ein Ausdruck ist in dem dem Drüsenlumen zunächst liegenden Teile der Zelle, und breitet sich von hier über immer grössere Teile der Zelle aus, welche zugleich an Grösse abnimmt. Dabei bleiben wenigstens einzelne Chondriosomen in den basalen Teilen der Zelle beibehalten, denn, wie schon bemerkt, findet man regelmässig in den Zellen, in denen bei schwacher Vergrösserung die ganze Zelle heller erscheint, bei genauerer Untersuchung in der äussersten Zellbasis einzelne zurückgebliebene Chondriosomen (Fig. 2). Die Zellrestitution fängt im basalen Teil der Zelle an und schreitet von hier allmählich fort. In Kolster-Benda-Präparaten wird diese Neubildung der Cytoplasmastruktur der Zelle gut veranschaulicht durch eine Zunahme der Chondriosomen, bis die ganze Zelle dicht aufgefüllt ist mit groben, wohlkonturierten Chondriosomen von hauptsächlich länglicher Gestalt (Figg. 3 u. 4). Nachdem die Zellrestitution also auch in dem dem Lumen zunächst gelegenen Teil der Zelle, welcher gewöhnlich zuletzt restituiert wird, vor sich gegangen, fängt das Sekret allmählich wieder an, sich in der Zelle zu sammeln. Das sieht man daran, dass die Chondriosomen in den Zellen, deren Cytoplasmastruktur sich wieder

hergestellt hat, die aber kaum schon Sekret enthalten, dicht gehäuft sind, in Zellen aber, wo die Sekretanhäufung eine Zeitlang fortgeschritten ist, auseinander gedrängt sind. (Fig. 5 zeigt eine Zelle, die angefangen hat, sich mit Sekret zu laden.) Zwischen den Chondriosomen treten hellgefärbte amorphe Massen auf, welche aus Sekret bestehen, während die Chondriosomensubstanz quantitativ sukzessiv abnimmt und in völlig geladenen Zellen sehr klein ist. Die Sekretanhäufung ruft eine Veränderung der Struktur der Chondriosomen hervor. In Zellen, wo die Restitution der Cytoplasmastruktur noch vor sich geht (Fig. 3), sind die Chondriosomen langgestreckt, während das Netzwerk, das in geladenen Zellen so gut hervortritt, gar nicht zum Vorschein kommt, weil die aus Chondriosomensubstanz gebildete Fadenmasse selbst ein Netzwerk bildet. In dem Masse als die Zelle allmählich mit Sekret gefüllt wird, werden die Chondriosomen immer kürzer, und zwischen den einzelnen Chondriosomen kommt das Cytoplasmanetzwerk zum Vorschein und ist am deutlichsten in sekretgeladenen Zellen. Das intrazelluläre Netzwerk und die Chondriosomensubstanz gehören also intim zusammen, indem das Netzwerk die Grundmasse ist, in welcher die Substanz, die Mitochondrienreaktion gibt, eingebettet liegt.

Der Zellkern der Ösophagusdrüsenzellen bietet auch charakteristische Variationen sowohl hinsichtlich seines Baues als seiner Lage in der Zelle in verschiedenen Phasen der Funktion dieser Drüsenzellen dar. Im Ruhestadium ist der Kern klein, hat ein verkrüppeltes Aussehen und ist dicht an die Membrana propria gedrängt. Solange die Pilocarpinwirkung dauert und die Zelle ad maximum sezerniert, nimmt der Kern diese Lage ein und ist von unbedeutender Grösse. Sobald aber die Zelle nach Aufhören der Pilocarpinwirkung anfängt sich zu restituieren, nimmt der Kern an Grösse zu, wird oval oder rund, von regelmässiger Form und enthält zahlreiche Kernkörperchen.

Sobald die Cytoplasmastruktur der Zelle, vom basalen Teil der Zelle beginnend, anfängt sich zu restituieren, trifft die merkliche Tatsache ein, dass der Kern seine Lage in der Zelle verändert. Aus seiner basalen Lage nähert sich der Kern dem entgegengesetzten Pol der Zelle, oder wird gegen denselben verschoben, wo er sich nach Durchwanderung der ganzen Zelle befindet, wenn die Zellrestitution (und die Neubildung von Chondriosomensubstanz) in der ganzen Zelle stattgefunden hat. Während der Zellrestitution befindet sich der Zellkern immer an der Grenze zwischen der basalen dunklen Zellzone, welche Chondriosomen enthält, und der äusseren, hellen, chondriosomenfreien Zellzone (Fig. 3). Sobald die Zelle sich allmählich wieder mit Sekret ladet, beginnt eine Bewegung des Kerns in entgegengesetzter Richtung, d. h. gegen die Zellbasis zu. Fig 5 gibt das Aussehen einer Zelle während noch bestehender Sekretladung nach der Pilocarpinwirkung wieder. Der Kern befindet sich in der Mitte der Zelle. In vollgeladenen Zellen befindet sich der Kern, wie schon mehrmals hervorgehoben worden, regelmässig gegen die Membrana propria gedrückt an der äussersten Basis der Zelle. Zu bemerken ist, dass die Lageveränderung des Kerns parallel mit der Neubildung von Chondriosomen vor sich geht. Sie kommt wohl dadurch zustande, dass die gewaltig sich hyperregenerierenden Chondriosomen den Kern vor sich schieben (vgl. Fig. 3). Die Versetzung des Kerns an die äusserste Basis geschieht parallel mit der Erfüllung der Zelle mit Sekret, die in der lumenwärts gelegenen Zellabteilung intensiver und früher stattfindet als in den basalen Teilen. Anfangs glaubte ich der einzige zu sein, welcher eine solche Versetzung des Kerns aus seiner basalen Lage an den entgegengesetzten Pol der Zelle beobachtet hat. Bei näherer Betrachtung der Zeichnungen in „Elementarorganismen" (Taff. 28 u. 29) fand ich jedoch, dass Altmann Drüsengänge von Speicheldrüsen abgebildet hat,

deren Zellen die grösste Ähnlichkeit mit den von mir beobachteten Strukturbildern hatten. Man findet in Taf. 28, Fig. 2 links Zellengruppen abgebildet, wo an der Zellbasis Granula dicht gehäuft sind und der Kern sich an der Grenze zwischen der granulahaltigen und der granulafreien Zellzone befindet, ein Bild, das vollkommen der von mir oben gegebenen Beschreibung einer Zelle entspricht, welche sich nach einer starken Sekretion im Erholungsstadium befindet. In Taf. 29, Fig. 1, von der Submaxillaris der Katze herstammend, sieht man links Zellengruppen, in denen die Zellen ganz von Granulis ausgefüllt sind und in welchen sich die Kerne beim Lumen, also in dem der Basis entgegengesetzten Teil der Zelle befinden. Altmann scheint diesen Strukturbildern keine besondere Bedeutung beigelegt zu haben, denn im Text wird diese Beobachtung nicht erwähnt. In E. Müllers Schleimdrüsenuntersuchungen, welche in vielen Punkten mit denjenigen Altmanns übereinstimmen, findet man hingegen keine Äusserung oder Abbildung, welche erkennen liesse, dass Müller die oben beschriebenen, von Altmann und mir beobachteten eigentümlichen Kernlageveränderungen der Schleimdrüsenzellen beobachtet hätte.

Um zu konstatieren, inwiefern in anderen zu den Schleimdrüsen gehörigen Drüsenzellen analoge Verhältnisse im Hinblick auf die Veränderungen der inneren Textur der Zellen stattfinden, wie sie oben für die Ösophagusdrüsenzellen beschrieben worden sind, fixierte ich Stückchen der Nasenschleimhaut eines mit 50 mg Pilocarpin vergifteten Hundes nach Kolsters Vorschrift (Methode I). Bei Untersuchung der Schleimdrüsenzellen in der Regio respiratoria erwies es sich, dass sich diese Zellen auf eine den Ösophagusdrüsenzellen vollkommen analoge Weise verhalten. Auch in diesen Zellen verschwinden die Chondriosomen in den ersten Stunden nach der Pilocarpinwirkung aus dem grössten Teile der Zellen, immer bleiben jedoch Reste von Chondriosomen an der äussersten Basis der Zelle bestehen.

Ebenso tritt während der Erholungsperiode von der Zellbasis ausgehend eine Restitution der Chondriosomenstruktur und zwar in Übermass ein, sowie parallel mit der Restitution des Zellkörpers eine Verschiebung des Kerns von seinem basalen Platz zu dem am Lumen befindlichen Teil usw. — also bis in die Details dieselben Verhältnisse wie in den Ösophagusdrüsenzellen. Wahrscheinlich verhalten sich auch andere zur Schleimdrüsengruppe gehörende Drüsenzellen auf gleiche Weise.

Zusammenfassung.

Die Resultate, zu welchen ich durch meine oben dargelegten Untersuchungen im Hinblick auf die histologische Struktur gekommen bin, und die Schlüsse, die hieraus in bezug auf den Sekretionsmodus der Ösophagusdrüsenzellen gezogen werden können, lassen keine Deutungen zu in Altmanns, E. Müllers und Hovens Sinne, dass der Sekretionsmodus in den Schleimdrüsenzellen derselben Art sei, wie in den sog. serösen Drüsenzellen, d. h. von granulärem Typus. Im Gegenteil muss ich eine solche Auffassung bestimmt zurückweisen, indem die Ösophagusdrüsenzellen sich sowohl in ihrem inneren Bau als in Hinsicht auf die Sekretionsart wesentlich von den serösen Drüsenzellen unterscheiden. Die Vergleichung der serösen mit den Ösophagusdrüsenzellen hat gelehrt, dass in jenen der Sekretionsprozess von granulärem Typus ist, in dem die Vorstadien eines wichtigen Teiles des Sekretes morphologisch als Sekretgranula sichtbar sind, in diesen dagegen entsprechende Bildungen nicht beobachtet werden, d. h. dass der Sekretionsmodus der Ösophagusdrüsenzellen nicht granulär ist.

Welche Rolle die verschiedenen Teile der Zelle: Kern, Cytoplasma, Chondriosomensubstanz, bei der Bildung des Sekretes der Ösophagusdrüsenzellen haben, ist nicht möglich mit Be-

stimmtheit zu entscheiden. Sicher ist, dass die Chondriosomen eine grosse Bedeutung für die Lebensfunktionen der Ösophagusdrüsenzellen und auch für die Bildung des Sekretes haben müssen, denn, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, verschwinden die Chondriosomen in Stadien lebhafter Sekretion, welche durch Injektion von Pilocarpin hervorgerufen wird, bis auf kleine Reste an der äussersten Basis der Zelle, um in der Wiedererholungsperiode der Zelle nebst dem Netzwerk, worin sie eingeschlossen sind, wieder aufgebaut zu werden. Aber nicht nur der grösste Teil der mit Mitochondrienfärbung nachweisbaren Substanz wird hierbei verbraucht und wieder aufgebaut, auch der Kern ist höchst bemerkenswerten Veränderungen unterworfen.

Nach allem, was wir über die Chondriosomen wissen, muss denselben jedoch eine grosse Bedeutung bei der Sekretbildung zugeschrieben werden, obschon diese sekretbildende Rolle durch morphologische Beobachtungen nicht so genau bestimmt werden kann, wie in den serösen Drüsenzellen.

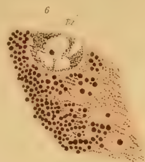
V. Hauptzellen.

Eigene Untersuchungen. (Figg. 6—14.)

Meine Untersuchungen der Magenschleimhaut beschränkten sich anfangs auf die Fundusdrüsen, besonders die Hauptzellen, welche zu der grossen Gruppe der serösen Drüsenzellen gezählt werden.

Hauptsächlich wurde Kaninchenmagen als das am leichtesten zugängliche Material verwendet. Eine Serie systematischer Fütterungsversuche wurde angeordnet; später, als ich

6



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

die Untersuchungen auf die Darmschleimhaut erstreckte, wurde auch Hundematerial benutzt. Ausserdem versuchte ich anwendbares Material aus Menschenmagen zu bekommen, indem ich bei Operationen, denen ich beiwohnte, Stücke der resezierten Magenschleimhaut in geeigneten Lösungen fixierte. Da aber in den meisten Fällen von Magenkrebs die Zellen der Fundusdrüsen in mehr oder weniger hohem Grade zerstört und ausser Funktion gesetzt sind, was sich auch darin äussert, dass der Mageninhalt sich bei der Untersuchung als säure- und pepsinfrei erweist, so ist es schwer zu Untersuchungszwecken taugliches Material zu erhalten. Nachdem ich eine Anzahl Magenschleimhäute, in denen die Fundusdrüsen mehr oder weniger atrophiert waren, untersucht hatte, gelang es mir schliesslich Material aus einem Menschenmagen zu erhalten, in welchem noch gesunde Schleimhaut vorhanden war. Das betreffende Material stammte von einer 44 jährigen Frau, welche im Januar 1911 in der chirurgischen Klinik von Prof. Dr. A. Krogius wegen Pyloruskrebses operiert wurde. Nach dem Probefrühstück zeigte der Mageninhalt einen für Krebskranke merkwürdig hohen Gehalt an Salzsäure (= 45 Einheiten). Der Gehalt an Pepsin wurde nicht untersucht. Die zu verwendenden Stückchen des resezierten Magens wurden so hoch als möglich im Fundus, also möglichst weit von der im Pylorusteil gelegenen faustgrossen Geschwulst, welche sich als ein zellenreiches Carcinom erwies, entnommen. Auch den Tumor habe ich auf Chondriosomenstruktur hin untersucht, und werden die Resultate dieser Untersuchungen an anderer Stelle erscheinen. Bei mikroskopischer Untersuchung des gesunden Teils der genannten Magenschleimhaut fand ich zu meiner Freude, dass sowohl das Magenepithel als auch die Fundusdrüsen normale Verhältnisse aufwiesen, so dass sie für normalhistologische Zwecke anwendbar waren. Ausserdem hatte ich das Glück Gewebestückchen auch aus der sog. intermediären Zone der Magen-

schleimhaut zu bekommen. Das einzige Zeichen eines im betr. Magen herrschenden chronischen Reizzustandes war das Vorhandensein zahlreicher Wanderzellen. Die grosse Mehrzahl dieser bestand aus Plasmazellen. Das Vorkommen von Wanderzellen im interstitiellen Gewebe der Schleimhaut des Verdauungsrohres ist an und für sich keine abnorme Erscheinung. Das reichliche Vorkommen von Leucocyten mit oder ohne Granulis (in grösserer Zahl nach Nahrungsaufnahme) ist seit langem bekannt und hat in der Frage der Resorption in Magen- und Darmschleimhaut eine bedeutende Rolle gespielt (Hofmeisters Theorie). Dagegen kommen Plasmazellen in grösserer Zahl, soviel ich habe beobachten können, unter normalen Verhältnissen nicht vor.

Wie bei Drüsenuntersuchungen üblich, beginne ich mit der Beschreibung der Verhältnisse in Drüsenzellen, welche mit Sekretgranulis gefüllt sind oder sich im sog. Ruhestadium befinden, d. h. in einer solchen Phase der Sekretion, dass eine geringe oder gar keine Sekretion nach aussen stattfindet, und die Sekretgranula in den Zellen aufgespeichert werden, um im nächsten Verdauungsstadium sich nach vorhergegangener Umwandlung in aufgelöstem Zustande als Bestandteil des Sekretes in das Drüsenlumen zu ergiessen. Eigentlich ist es unzweckmässig die Untersuchung mit Zellen zu beginnen, welche von grossen Mengen Sekretgranula erfüllt sind, weil diese dann technisch die Untersuchung der viel feineren Chondriosomen erschweren.

Hungerstadium. Bei allen untersuchten Arten waren die Zellen stark mit Sekret gefüllt. Die Sekretkörner färben sich intensiv sowohl in Kristallviolett- wie in Eisenhämatoxylinpräparaten (E-H), in ersteren gleichmässig, in E-H-Präparaten mit etwas verschiedener Farbenintensität. Die Verschiedenheit der Farbenintensität tritt in diesem Stadium, wo ein Zerfall der Granunla spärlicher vor sich geht, weniger hervor als in

Digestionspräparaten. Wenn man E-H-Präparate nach beendigter Differenzierung in Boraxferricyankalium mit Säurefuchsin nachfärbt, wie es u. a. E. Müller (1898) getan, kann man einen Teil der Granula vom Eisenhämatoxylin, andere vom Säurefuchsin verschieden intensiv rot gefärbt erhalten. Dieser Unterschied in der Färbbarkeit der Sekretgranula ist von den meisten Forschern als ein Zeichen des Zerfalls aufgefasst worden. Je weiter gegen den Boden der Fundusdrüsen man kommt, um so stärker ist das Präparat gefärbt, darauf beruhend, dass die Zahl der Hauptzellen am basalen Teil der Drüse am grössten ist und gegen die Mündung hin allmählich abnimmt, sowie darauf, dass die basalen Hauptzellen grösser sind als die höher gelegenen. Besonders prägnant tritt dieses beim Menschen hervor. Ausserdem kann beobachtet werden, dass in den Zellen im Grunde der Drüse die Granula am reichlichsten aufgehäuft sind. Dieses ist u. a. von Noll und Sokoloff (1905) hervorgehoben worden. In den Sekretgranulis, welche von sphärischer Form und verschiedener Grösse sind, sieht man oft, doch bei weitem nicht immer, einen centralen, stärker gefärbten Kern, welcher von einer helleren Zone umgeben ist, die bei der Benda-Färbung durch die Behandlung mit Sulfalizarin eine braunrote Farbe annimmt. Ob dieses ein Zeichen des beginnenden Zerfalls des Granulums ist oder auf andere Umstände beruht, kann ich nicht entscheiden. Eine besondere Struktur der Granula, wie halbmondförmige Körper, welche M. Heidenhain u. a. in verschiedenen Drüsenzellen beschrieben, tritt in Präparaten mit der Vorbehandlung, welcher ich die meinigen unterworfen habe, nicht hervor.

Ausser den Sekretgranulis treten in den Hauptzellen sämtlicher drei untersuchten Arten noch Gebilde hervor, welche so grosse Artverschiedenheiten darbieten, dass eine Beschreibung der Verhältnisse bei verschiedenen Arten berechtigt sein dürfte. Zuerst beim Menschen.

Mensch (Fig. 6). Die Sekretgranula machen sich, besonders im unteren Teile des Drüsengewebes, durch ihre Grösse und Menge bemerkbar. Im basalen Teile der Zellen jedoch fehlen die Sekretgranula, und auch in anderen Teilen der Zellen schwankt ihre Anzahl bedeutend. Die Zellen sind am grössten im Fundusteile des Drüsenschlauches und nehmen zum Ausgang hin an Grösse ab. In den Hauptzellen kommen ausser den seit alters her bekannten Sekretgranulis noch andere Granulagebilde vor, welche viel kleiner als die Sekretgranula sind. Diese Bildungen, die nichts anderes als die Chondriosomen der Hauptzellen sind, erscheinen in verschiedenen Formen. Meistenteils sind sie granulaförmig oder haben die Form von kurzen Stäbchen. Was sofort auffällt, ist ihre Tendenz nebeneinander in Reihen zu liegen, welche parallel der Zellhauptachse, senkrecht zur Lumenachse, verlaufen. In der äussersten Basis der Zelle, dicht über der Membrana propria, sieht man kurze Reihen von Granulis oder Stäbchen, oder einzelne Stäbchen, welche mehr oder weniger deutlich dieser Basis parallel, also quer zur Hauptachse, liegen. Die parallel der Hauptachse der Zelle verlaufenden Granulareihen kommen in demjenigen Teil der Zelle vor, welcher frei von Sekretgranulis ist; das Vorkommen und die topographische Ausbreitung derselben stehen in umgekehrtem Verhältnis zu dem der anderen Granulaeinschlüsse. Doch sieht man auch hier und da unter den Sekretgranulis spärlich, aber regelmässig einzelne kleine Granula oder Stäbchen, welche sich durch ihre Kleinheit und Form mit Leichtigkeit von den Sekretgranulis unterscheiden, welch' letztere viel gröbere Bildungen sind.

Kaninchen. Sekretgranula erfüllen den grössten Teil der Zelle, im äussersten basalen Teil fehlen sie entweder ganz, oder sie kommen nur ganz vereinzelt vor. Die Sekretgranula liegen auch nicht in den Hauptzellen des Kaninchens „eingebettet in strukturlosem Protoplasma“, sondern man sieht ausser

den Sekretgranulis in den Zellen, und zwar am reichlichsten und deutlichsten in ihrem basalen Teile, aber auch, obwohl undeutlicher, zwischen den Sekretgranulis ein System kürzerer oder längerer, gerader oder noch öfter gebogener Fäden oder Stäbchen hervortreten, welche hauptsächlich parallel der Hauptachse der Zelle verlaufen und, im Vergleich zu den entsprechenden Gebilden beim Menschen, viel gröbere Gebilde sind. Der Querschnitt der Fäden bzw. Stäbchen ist jedoch immer bedeutend kleiner als der Querschnitt auch der kleinsten Sekretgranula. Die Fädchen oder Stäbchen sind entweder in ihrer ganzen Länge überall gleich dick, oder aber, und das wird oft beobachtet, sie sind an der Spitze knospenförmig verdickt, zuweilen finden sich Anschwellungen auch in der Kontinuität der Chondriosomen. Ausserdem sieht man Stäbchen, am häufigsten im basalen Teil der Zelle, aber auch, wenngleich seltener, am entgegengesetzten Ende, welche sich unter einem spitzen, etwa 45 gradigen Winkel in zwei Äste verzweigen, die an der Spitze eine kleine, aber deutliche knospenförmige Anschwellung zeigen. Hier und da sieht man in der sekretgranulafreien basalen Zone der Zelle, basal vom Kern, wie Querfäden vom selben Kaliber und Aussehen wie die längsverlaufenden Fäden bzw. Stäbchen, zwei benachbarte Chondriosomen miteinander verbinden.

H u n d. Die Chondriosomen, welche ebenso wie beim Kaninchen meistens als Chondriokonten auftreten, sind fast noch gröber als diese und zeigen im grossen und ganzen dieselben Strukturverhältnisse, die beim Kaninchen beschrieben wurden. Beim Hunde konnte ich besser als beim Kaninchen die Verbindungen zwischen den Chondriosomen untersuchen. Nicht nur quer- oder schrägverlaufende Anastomosen zwischen einzelnen Chondriosomen traten beim Hunde deutlich hervor, in günstigen Fällen konnte sogar ein Netzwerk von Chondriosomensubstanz beobachtet werden.

Digestionsstadium (Figg. 8—12). Durch zahlreiche Untersuchungen ist sowohl bei den Hauptzellen als bei anderen nach demselben Typus gebauten Drüsenzellen, den serösen Speicheldrüsenzellen, festgestellt worden, dass die Mehrzahl der während der Ruheperiode in der Zelle aufgehäuften Sekretgranula schon im Beginn der Verdauungsarbeit verschwindet, d. h. nach Umwandlung in löslicher Form als Bestandteile des Sekretes ins Lumen abgestossen wird. In den Hauptzellen der Fundusdrüsen eines Kaninchens, das nach vorhergegangener Inanition eine Stunde nach reichlicher Nahrungsaufnahme getötet wird (Fig. 8), findet sich, was auch zu erwarten ist, nur vereinzelte Sekretgranula, statt dessen treten aber die Chondriosomen um so deutlicher hervor. Diese erscheinen hier als längere und kürzere Fädchen oder Stäbchen, sind meistens entschieden länger als im Hungerstadium und erstrecken sich oft fast durch die ganze Zelle und zwar hauptsächlich parallel ihrer Hauptachse. Man sieht auch deutlich, wie ein Teil der Fäden sich, meistens an den Polen der Zellen, unter einem spitzen Winkel (45^0) verzweigt und mit kleinen knospenförmigen Anschwellungen endet. Hier und da, aber ziemlich selten, sieht man quer- oder längsverlaufende Anastomosen zwischen den Fäden. Die Chondriokonten sind entweder gleichförmig in ihrer ganzen Ausdehnung oder aber — und dieses ist öfter der Fall — werden stellenweise kleinere oder grössere Anschwellungen in den Fädchen beobachtet. Die kugelförmigen Verdickungen, welche im vorher beschriebenen Stadium in geringer Menge an den Enden der Chondriokonten, aber auch in ihrem Verlaufe zum Vorschein kamen, sind in diesem Stadium reichlicher vorhanden und machen sich durch ihr grösseres Volumen bemerkbar. Sie sind von verschiedener Grösse und erreichen oft beinahe die Grösse kleinerer Sekretgranula. Ihr Zusammenhang mit den Chondriokonten ist offenbar. Meistens treten die Anschwellungen der Chondriosomen in demjenigen

Zellteile, der am Lumen liegt, auf, werden aber auch in anderen Teilen des Zelleibes, sogar in der Zellbasis sowohl in den Spitzen als im Verlauf der Chondriokonten beobachtet. Die am Lumen liegende Zellabteilung ist also ein Sitz von lebhafterer Sekretgranulabildung als die übrigen Teile der Zelle aufzuweisen haben. Natürlich ist es auch, dass hier in Stadien reichlicher Sekretion die Chondriosomen zuerst reduziert werden, um erst später in den übrigen Teilen, besonders in der basalen Abteilung, eine Verminderung zu erfahren. Die Richtigkeit der von einigen Autoren gemachten Behauptung, nach der es eine primäre Stelle für die Entstehung von Drüsengranulis gäbe (Galeotti und Maximow u. a. m. in der Umgebung des Kernes), muss ich bestreiten. Denn ebenso wie Chondriosomen in allen Teilen der Zelle vorkommen, können auch Sekretgranula, die Chondriosomenderivate sind, überall in der Zelle entstehen.

Kaninchen zwei Stunden nach Fütterung (Figg. 9 u. 10). Das nächste von mir untersuchte Stadium stammt aus einem Kaninchen, das zwei Stunden nach reichlicher Fütterung getötet wurde. Das Chondriom zeigt sich auch hier wie in den oben beschriebenen Stadien als ein System ziemlich zahlreicher Fäden, welche hauptsächlich in der Richtung der Hauptachse der Zelle verlaufen. Auch kürzere Formen von Chondriosomen kommen vor. Nur einzelne frei liegende Sekretgranula werden sichtbar. Dagegen zeigt uns dieses Stadium sehr deutlich die Entstehungsweise der Sekretgranula und die eminente Rolle der Chondriosomen im Sekretionsprozess. Dieselben Strukturverhältnisse sind auch in den entsprechenden Stadien beim Hunde und beim Menschen (Fig. 2) beobachtet worden, so dass ich sie alle auf einmal beschreiben kann.

Mensch, Sekretionsstadium (Fig. 11).

In dem oben beschriebenen Menschenmagen, dessen Hauptzellen der Fundusdrüsen im Grunde der Drüsengänge schon

beschrieben worden sind, und die sich im typischen Ruhestadium befanden (der Mensch, von dem das Präparat herstammt, hatte ca. 24 Stunden vor der Operation kaum etwas genossen), konnte man bei genauerer Nachforschung auch einzelne Hauptzellen finden, welche offenbar im Stadium der Sekretbildung fixiert worden waren. Solche Zellen findet man besonders höher hinauf im Drüsenschlauch. Fig. 11 zeigt eine Hauptzelle vom Menschen, die während reichlicher Sekretgranulabildung fixiert worden ist, stark vergrössert. Das Bild zeigt deutlich die Strukturverhältnisse, deren Beschreibung Zweck dieser Untersuchung gewesen. Die Zelle wird durchzogen von einem System hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufender äusserst feiner, in ihrem Verlauf mit Verdickungen versehener Fäden. Die Fäden verlaufen nicht alle isoliert im Zellkörper, sondern man sieht dann und wann Verbindungsbrücken zwischen ihnen. In den Enden und im Verlauf vieler Fäden sieht man grössere und kleinere kugelförmige Verdickungen, deren Durchschnitte die Querschnitte der feinen Fädchen, an dem sie befestigt sind, bedeutend übersteigen. Ausserdem sieht man im basalen, breiteren Teil der Zelle eine Anzahl vollkommen kugelförmiger Gebilde — Sekretgranula — von verschiedener Grösse, welche frei, ohne Zusammenhang mit den Fäden, liegen. Die Struktur der eben beschriebenen Hauptzelle vom Menschen, welche die Verhältnisse im Sekretionsstadium zeigt, unterscheidet sich also wesentlich von den früher beschriebenen Strukturbildern einer in Ruhe befindlichen Hauptzelle. In letzterer zeigte das Chondriom das Aussehen von Chondriomiten, d. h. runden Körnchen oder kurzen Stäbchen, welche nebeneinander in parallel mit der Hauptachse der Zelle angeordneten Reihen liegen, während das Chondriom in Zellen, welche sich in intensiver sekretorischer Tätigkeit befinden, meistens in der Form von langen, oft die ganze Zelle durchlaufenden, geraden oder gekrümmten Stäbchen oder Fädchen,

also hauptsächlich als Chondriokonten erscheint. Die einzige mögliche Erklärung dieser Verschiedenheit der Struktur in derselben Zelle in verschiedenen Funktionsstadien ist, dass die Veränderung in Zusammenhang steht mit der sekretorischen Tätigkeit der Zelle. Die Mitochondrien, welche in der Ruheperiode die einzelnen Glieder der Chondriomiten sind, schmelzen während der aktiven Periode unter Aufgeben ihrer individuellen Existenz zu Chondriokonten zusammen.

Kaninchen, $4^1/_2$ Stunden nach Fütterung (Fig. 12).

Bei länger dauernder Digestionsarbeit werden auch die Chondriosomen stark reduziert, indem die Anzahl der Fäden mehr und mehr abnimmt, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Sogar in ad maximum forcierten Digestionsstadien verschwinden die Chondriosomen nicht ganz aus der Zelle. Ihre Masse wird wohl bedeutend reduziert, so dass schliesslich nur kleine Bruchstücke derselben zurückbleiben, und zwar am reichlichsten an der Zellbasis, niemals aber werden die Zellen ganz chondriosomenfrei. Das Bild 12 gibt einige Hauptzellen des Kaninchens mit stark reduziertem Chondriom $4^1/_2$ Stunden nach reichlicher Fütterung wieder. Das Bild zeigt im übrigen, was Knospenbildung und Verzweigung der Chondriosomen betrifft, dieselben Verhältnisse wie in vorhergehenden Digestionsstadien.

Pilocarpinstadium (Fig. 13).

Ausser den Fundusdrüsen, welche uns verschiedene Stadien einer physiologischen Funktion zeigten, wurden, um die Serie zu vervollständigen, diese Drüsen bei einem Hunde untersucht, der eine subcutane Einspritzung von 50 mg Pilocarpinchlorat bekommen hatte. Eine durch Pilocarpinwirkung zustande gekommene Sekretion kann man kaum mehr als einen physiologischen Prozess bezeichnen. Darum habe ich auch zur Beurteilung der Rolle des Chondrioms bei der Sekretbildung

weniger Gewicht auf die Untersuchung des Pilocarpinmaterials gelegt, um so mehr, als die Untersuchungen an dem von verschiedenen physiologischen Digestionsstadien genommenen Material zur Klarlegung der erwähnten Fragen sich als vollkommen genügend erwiesen haben. Die Untersuchungen an Pilocarpinmaterial können, besonders wenn sie zum Ausgangspunkt der Untersuchungen gewählt werden, zu einer unrichtigen Auffassung des Sekretionsprozesses führen, worauf u. a. E. Müller hingewiesen hat. Altmann wandte, wie bekannt, zu seinen Drüsenuntersuchungen hauptsächlich Material von pilocarpinisierten Tieren an.

Der Pilocarpinversuch wurde folgendermassen ausgeführt. Zu dem Versuch benutzte ich einen mittelgrossen Hund, der während 24 Stunden vor Tötung mit Chloroform kein Futter bekam. 50 mg des Giftes wurde subcutan eingespritzt, und zwar mit guter Wirkung, denn es erfolgte eine reichliche Sekretion aus Nase und Mund. Das Tier wurde 2 Stunden nach der Injektion getötet. Vergleichshalber sei erwähnt, dass andere Forscher, welche pilocarpinisierte Tierorgane untersuchten, viel grössere Dosen des sekretionserregenden Mittels angewandt haben. E. Müller (1898) injizierte einer Katze 50 mg Pilocarpin. hydrochloric. und Mislawsky (1911) einem Kaninchen 50 mg oder mehr, also verhältnismässig bedeutend grössere Dosen, als wir sie anwandten. Als der Magen des Hundes geöffnet wurde, erwies er sich als ziemlich frei von Speiseresten, enthielt aber eine beträchtliche Menge eines zähen, schleimigen Sekretes.

Die Hauptzellen des pilocarpinisierten Hundes hatten folgendes Aussehen (Fig. 13): Die Chondriosomen erscheinen wie in kleine voneinander unabhängige Fragmente zerfallen, sie lagen in der ganzen Zelle zerstreut, am reichlichsten an der Zellbasis, und kamen in den verschiedensten Formen vor: Granula (Mitochondrien) und längere Bildungen, Stäbchen und,

obschon seltener, sogar Fädchen. Die kürzeren Formen bildeten die Mehrzahl. Ein Teil derselben war vollkommen rund, die meisten aber hatten ein unregelmässiges, von der sphärischen Form mehr oder weniger abweichendes Aussehen. In pilocarpinisierten Hauptzellen ist es schwer, oft sogar unmöglich, mit Sicherheit zu entscheiden, was zu den Chondriosomen gehört, was Sekretgranula sind. In Pilocarpinstadien erreichen die Sekretgranula nicht dieselbe gewaltige Grösse wie in weniger lebhaften Funktionszuständen, insbesondere in Ruhestadien, wo die gebildeten Sekretgranula nur in geringer Menge in Sekret umgewandelt und nach aussen sezerniert werden; die Granula werden im Gegenteil in der Zelle aufgespeichert und vergrössern als lebende Organzellen allmählich durch Wachstum ihre Masse. Die Sekretgranula der pilocarpinisierten Zellen sind kleiner, weil die Sekretion eine stürmische ist und die Sekretgranula in Sekret umgewandelt werden, ehe sie sich zu ihrer vollen Grösse entwickeln können.

Wichtig ist es festzustellen, dass auch nach Pilocarpininjektion die Chondriosomen der Hauptzellen ebensowenig wie in physiologischen Funktionszuständen ganz verbraucht werden.

Atropinstadium. Fig. 7.

Nach Injektion einer genügenden Menge von Atropin hat man das Gegenteil der Wirkung der Pilocarpininjektion, eine Hemmung der Sekretion in den Hauptzellen, zu erwarten. Als Experimenttier wurde ein mittelgrosser Hund verwendet, welcher die in solchen Versuchen übliche Dosis 5 mg Atropin sulph. subcutan erhielt und 2 Stunden nach Darreichung des Mittels getötet wurde. Die mikroskopische Untersuchung der Hauptzellen ergab ein Bild, das vollkommen dem Ruhestadium entsprach. Die Zellen waren gross und ausser in der Zellbasis

dicht mit meistenteils grossen Sekretgranulis gefüllt. In der basalen Zellabteilung kamen Chondriosomen in reichlicher Menge zum Vorschein. Meistens hatten sie die Form von Chondriokonten. Verbindungen zwischen den Chondriosomen und sogar netzförmige Anordnungen von Chondriosomen wurden beobachtet (Fig. 7). Von den letzterwähnten Struktureigentümlichkeiten weiter unten.

Altmannpräparate.

Um Altmanns Strukturbilder der Hauptzellen mit den durch Anwendung der Kolsterschen Methodik erhaltenen vergleichen zu können, wurde so verfahren, dass kleine Stückchen der Fundusschleimhaut von einem pilocarpinisierten Hunde in der von Altmann angewandten Fixierlösung (3 Teile Kaliumbichromat und 2 Teile Osmiumsäure) fixiert wurden und das Material unter genauer Beobachtung der von Altmann gegebenen Anweisungen („Elementarorganismen" II. Aufl., S. 32—33) bearbeitet. Derselbe Hundemagen wurde auch zur Untersuchung des Pilocarpinstadiums der Hauptzellen nach der Kolsterschen Methodik benutzt. Die Bilder, welche man so unter Anwendung der Altmannschen Granulatechnik erhält, stimmen ganz mit Altmanns eigenen Bildern (Taf. 5, Fig. 2, Text S. 130—131) überein. Die Altmannsche Technik hat sich als wenig zweckmässig zum Studium besonders der Haupt-, aber auch der Belegzellen erwiesen. Nur an den Rändern der kleinen Materialstückchen, soweit die Wirkung der Osmiumsäure reicht, sind die Hauptzellen so gut fixiert, dass sie verwendbar sind. Die Sekretgranula, die von Osmiumsäure geschwärzt werden, sieht man nur vereinzelt und nur in einem Teil der Zellen. In den Zellen ist ein Netz von Fädchen sichtbar, welche polyedrische Maschen von ganz regelmässiger Form und Grösse bilden. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Hauptzellen in Altmannpräparaten wesentlich von den

Kolsterpräparaten, in denen ein Protoplasmanetzwerk gar nicht zum Vorschein kommt, und man fragt sich, ob dieses Netzwerk wirklich natürlichen Verhältnissen entspricht, oder ob es ein Fixationsartefakt darstellt. Ausser diesem Netzwerk findet sich in den Zellen Fädchen und Granula, welche zum Teil an den das Netzwerk bildenden Fädchen haften, hauptsächlich aber unabhängig von ihnen sind und die Tendenz haben sich in der Richtung der Hauptachse der Zelle anzuordnen. Im Vergleich zu den Chondriosomen der Kolsterpräparate sind die fädchenförmigen Gebilde in den Altmannpräparaten viel gröber und unregelmässig angeordnet. Ihre Gruppierung ist in der Tat sehr unregelmässig, indem ein Teil der Zellen mehrere derselben enthält, während sie in anderen Zellen fast vollständig fehlen.

Allgemeine Literaturübersicht über die Drüsenzellen.

Die Anschauungen über die Beteiligung der verschiedenen Konstituenten der Drüsenzellen in der Sekretion können in zwei grosse Gruppen geteilt werden, je nachdem

1. der Zellkern als hauptsächliches Produktionsorgan des Sekretes oder

2. das Cytoplasma selbst als Bildungsstätte des Sekretes aufgefasst wird.

Unter den Verfassern, welche die Sekretion als eine Kernfunktion auffassen, machen sich verschiedene Ansichten betreffs der Art der Sekretbildung durch die Tätigkeit des Zellkernes geltend. Ein Teil stellt sich mit Galeotti (1895) vor, dass die Sekretgranula direkt durch Umwandlung von aus dem Kerne ins Cytoplasma ausgetretenen Kernbestandteilen entstehen. Ein Verteidiger dieser Ansicht ist in neuerer Zeit Maziarski (1910), der sich auf Beobachtungen über die morphologischen Veränderungen des Kernes in den Epithelzellen des Verdau-

ungsapparates bei Isopoden stützt. Ein Austritt von geformten Kernbestandteilen ins Cytoplasma sowohl in Drüsen- als in anderen Zellen nehmen die Anhänger der Chromidienlehre an. Während Galeotti und Maziarski nebst mehreren anderen sich vorstellen, dass aus dem Kern in corpusculärer oder gelöster Form ausgetretene Bestandteile direkt in Sekret verwandelt werden, sind andere Forscher mit Ogata (1883) der Ansicht, dass die Rolle des Kernes bei der Sekretbildung wohl von eminenter Bedeutung, jedoch indirekter sei. Das Sekret werde nämlich, nach diesen Forschern, von den in der Nähe des Kernes im Cytoplasma beobachteten Nebenkernen gebildet. Die Nebenkerne wieder entständen aus austretendem Chromatin.

Die Theorien, welche das Cytoplasma für den wichtigsten Produktionsort für die Sekretbildung halten, sind ebenfalls verschiedener Art. Auch zeigen diese Theorien manche Übergänge zu den Kerntheorien.

1:0 Nach einer vielvertretenen Ansicht, die besonders von Heidenhain verfochten wird, ist die Sekretion eine Funktion der differenzierbaren, anscheinend strukturlosen Protoplasmamasse. Die Sekretgranula, welche in den serösen und in anderen Drüsenzellen Vorstufen des Sekretes darstellen, sind Produkte formativer Tätigkeit des histologisch strukturlosen Protoplasmas.

Nach den folgenden Anschauungen liegen dem Sekretionsvorgang histologisch wahrnehmbare Strukturen im Zellkörper zugrunde.

2:0 In den Drüsenzellen vorkommende basophile Fädchen, Basalfilamente, Ergastoplasma, „protoplasma supérieur", werden als sekretbildende Organe aufgefasst [Garnier (1900) u. a. m.]. Zwischen dem Ergastoplasma und dem Kerne, vor allem dem Chromatin desselben, finden sich innige Beziehungen, indem Chromatin massenhaft während der Sekretion zugrunde

geht, aus dem Kern in den Kernkörper heraustritt und von dem Ergastoplasma als Material für die Sekretbildung verwendet wird.

3:0 Altmanns Lehre. Die Sekretgranula sind nach Altmann „morphologische Derivate geformter Grundelemente", d. h. der primären Granula oder Bioblasten (1894).

4:0 Die letzte und neueste Theorie der Sekretgranulabildung, die für unser Thema von grösstem Interesse ist, fasst die Chondriosomen als Matrix für die Bildung der Sekretgranula auf.

Von den allgemeinen Anschauungen Altmanns über die Tätigkeit der Drüsenzellen ist schon in der einleitenden Übersicht und von Altmanns speziellen Untersuchungen über die Sekretionserscheinungen in einer Art von Drüsenzellen, den Schleimspeicheldrüsenzellen, gelegentlich der Ösophagusdrüsenzellen, die Rede gewesen. Ich kann mich also hier kurz fassen und mich mit einigen Bemerkungen über die Lehre Altmanns von der Sekretion in den serösen Drüsenzellen begnügen.

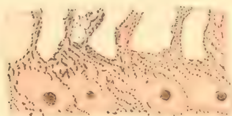
Altmann fasste bekanntlich die Sekretion in allen Drüsenzellen, also auch in den serösen Drüsenzellen, als einen granulären Prozess auf, und diese Lehre gründet sich zum grossen Teil auf Untersuchungen an serösen, insbesondere Speicheldrüsenzellen. Als Prototyp benutzte Altmann die Ohrspeicheldrüse der Katze, die er genau in den verschiedensten sowohl physiologischen als in durch subcutane Injektion von Pilocarpin hervorgerufenen Funktionsstadien untersuchte. In den Drüsenzellen kamen zweierlei Arten von Granulabildungen vor. Die einen, grösseren, waren schon vor Altmann als Bernardsche Körner oder Sekretgranula bekannt; sie werden von Altmann secundäre Granula genannt im Gegensatz zu den viel kleineren oder sogar mikroskopisch unsichtbaren sog. primären Granulis, welche die Altmannschen Bioblasten

oder letzten Einheiten der vitalen Substanz in den Drüsenzellen repräsentieren. Die gewöhnlichen Sekretgranula gehen durch Wachstum und Assimilation der primären Granula hervor. Im Ruhestadium waren die Zellen der Katzenparotis dicht mit graugelben Sekretgranulis gefüllt, und zwischen denselben kam nur eine mit Fuchsin rotgefärbte „intergranuläre Netzsubstanz“ und der Zellkern zum Vorschein. Untersucht man jedoch dieselben Drüsenzellformen eine Stunde nach Pilocarpininjektion, so ist das Strukturbild ganz verändert. An Stelle der graugelben Sekretkörner finden sich Granula verschiedenster Grösse mit starker Fuchsinreaktion, und an Stelle der in dem Ruhestadium undifferenzierbaren Intergranularsubstanz sind Fädchen und kleine Körnchen getreten, welche hier, wie auch sonst, für den Nachwuchs neuer Sekretkörner zu sorgen haben. „Der Gang scheint so zu sein, dass wenn nicht immer, so doch häufig sich aus den primären Granulis des intakten Protoplasmas zunächst Fädchen bilden, diese durch Zerfall kleine Körner geben, welche durch Wachstum und Assimilation sich zu Sekretkörnern umwandeln“ (S. 125). Diese Fädchen werden von Altmann „vegetative Fädchen“ genannt im Gegensatz zu den animalen Fibrillen (Muskel- und Nervenfaser usw.).

E. Müller (1896 und 1898) fand in den serösen Speichel- und anderen serösen Drüsenzellen „ein polyedrisches Netzwerk, in dessen Maschen die Sekretkörner liegen“. In den Knotenpunkten des Netzwerkes fand er kleine Körner verschiedener Grösse, jedoch viel kleiner als die gewöhnlichen Sekretgranula. Die Sekretgranula, welche als nächste Vorstufe des Sekretes aufzufassen seien, entständen aus den Körnern des Maschenwerks.

P. Bouin (1905) teilte Untersuchungen mit über das Vorkommen von mitochondrialen Bildungen im basalen Teile der Zellen der Submaxillardrüse des Menschen. Dieser Forscher identifiziert die Chondriosomen in diesen Zellen mit den früher

17



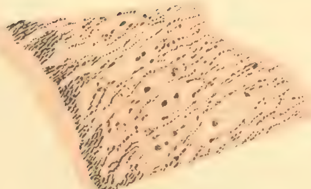
18



20



19



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

in denselben Zellen von Solger (1894, 1896) entdeckten sog. Basalfilamenten oder ergastoplasmatischen Fäden, die Zimmermann (1898), Solger (1899), Théohari (1899) und mehrere andere Forscher in verschiedenen Drüsenzellen, der letztgenannte Forscher und in der letzten Zeit Regaud und Mawas (1909, 2) in den Hauptzellen des Hundes, beschrieben haben. Aber erst durch Regauds (1908—1911) Untersuchungen über das Verhalten der mitochondrialen Bildungen in Drüsenzellen, insbesondere in serösen Drüsenzellen, sind die Mitochondrien der sezernierenden Zellen Gegenstand eines lebhafteren Interesses geworden.

Regaud kommt das Verdienst zu die grosse Bedeutung der Chondriosomen bei der Sekretgranulabildung in einigen Drüsenzellen endgültig nachgewiesen zu haben. Indem er sich auf zahlreiche mittels einer von ihm ausgearbeiteten Methodik [Regaud (1908, 1 und 2, und 1909, 2, 1910), Regaud und Mawas (1909, 1 und 2)] ausgeführte Untersuchungen stützt, welche Zellen der Tubuli contorti von verschiedenen Ophidien und Amphibien, Hauptzellen vom Hunde und der Katze, die Submaxillarisdrüse des Menschen und Ohrspeicheldrüse des Esels umfassen, erklärt Regaud die Sekretbildung in den serösen Drüsenzellen auf folgende Weise: In diesen Drüsenzellen kommen mitochondriale Bildungen präformiert vor, welche nicht mit dem Ergastoplasma identisch sind. Während des Sekretionsprozesses entstehen in den meistenteils fädchenförmigen Chondriosomen oder Chondriokonten knospenförmige Anschwellungen („plastes" von Prenant), welche sich, nachdem sie einen gewissen Grad der Entwickelung erreicht haben, von den Chondriokonten loslösen und jetzt Sekretgranula genannt werden. Regaud stellt sich also vor, dass die Chondriosomen eine plastische Substanz, ein Zellorgan darstellen, welches Sekretgranula bildet oder, mit anderen Worten, die Chondriosomen sind die Matrix für die Bildung der Sekret-

granula. In mehreren später erschienenen Drüsenarbeiten (Hoven 1910, 1 und 2, 1911, 1912), Schultze (1911), Champy (1911), G. Arnold (1912) wird in wesentlichen Teilen die Richtigkeit von Regauds Anschauungen bestätigt. In einigen Punkten herrschen jedoch noch verschiedene Auffassungen, was natürlich ist, weil die Untersuchungen nach verschiedenen Methoden ausgeführt sind, wodurch sich Differenzen in den Strukturbildern geltend machen. Darüber aber sind alle erwähnten Forscher einig, dass den Chondriosomen bei der Bildung der serösen Sekretgranula eine eminente Bedeutung zuzuschreiben ist.

Nach Hoven (1910, 1911, 1912) entstehen die Sekretgranula in Form von intensiv färbbaren Anschwellungen an den Chondriosomen; die Anschwellungen machen sich frei und entwickeln sich zu Sekretgranulis.

O. Schultze (1911), welcher sich seiner Hämatoxylinmethode bedient und verschiedene Drüsenzellen niederer Tiere sowie einige Drüsenzellen von Säugetieren (Parotis der Maus) untersucht hat, teilt Regauds Auffassung über die Chondriosomen als Matrix für die Bildung der Sekretgranula.

Mislawsky (1911), welcher unter M. Heidenhains Leitung Pancreaszellen von Kaninchen und Ratten untersucht hat, konnte in seiner ersten Arbeit noch zu keiner bestimmten Auffassung von der Rolle und dem Schicksal der Chondriosomen bei der Sekretbildung kommen. Nach Mislawsky ist die Möglichkeit vorhanden, dass die Chondriosomen durch direkten Zerfall und Entwickelung der Fragmente den Ursprung der Sekretgranula bilden, aber er schliesst auch nicht die Möglichkeit aus, dass sie während des Sekretionsprozesses resorbiert werden könnten um als Material für Sekretbildung im Protoplasma zu dienen, welche Rolle von einigen Forschern dem Ergastoplasma zugeschrieben worden ist. Mislawsky konnte gleichwohl beobachten, dass eine Abnahme der An-

zahl der Chondriosomen nach der stürmischen Sekretion, die auch in den Pancreaszellen nach Pilocarpininjektion eintritt, stattfand. Er hat auch Anschwellungen im Verlauf der Chondriokonten gesehen, erklärt aber dieses Strukturphänomen nicht wie Regaud, Mawas, Hoven, O. Schultze, Champy u. a. als ein Tätigkeitsphänomen der serösen Drüsenzellen, sondern als ein Fixierungsartefakt. Mislawsky fixierte sein Material in der Flemmingschen Flüssigkeit und in Altmanns Chrom-Osmiumsäuremischung. Die Flemmingsche Flüssigkeit findet er für den Zweck nicht geeignet und zieht die Altmannsche Konservierungsflüssigkeit vor. War das Material gut fixiert, so fand Mislawsky „die Chondriosomfäden homogen und glatt konturiert". In seiner späteren Arbeit (1913) über das Chondriom der Pancreaszelle bei denselben Tieren, dem Kaninchen und der Ratte, untersuchte Mislawsky näher die Beziehungen der Chondriosomen zur Sekretgranulabildung und kam zum Resultate, dass die Chondriosomen wohl eine beträchtliche Rolle bei derselben spielen müssen, dass aber „die Möglichkeit der Entstehung der ersteren Anlagen der Drüsengranula auf dem Wege des körnigen Zerfalls der Chondriokonten bisher in keiner Weise erwiesen worden. Ja ein solcher Vorgang ist nach meinen Beobachtungen am Pancreas des Kaninchens in das Bereich des Unwahrscheinlichen gerückt" (1913, S. 424). Mislawsky ist zur Überzeugung gekommen, dass die Chondriosomen ihrer allgemeinen biologischen Rolle nach als vegetative Organellen aufzufassen sind, welche dem intermediären Stoffwechsel dienen, und schliesst sich M. Heidenhain an, welcher ebenso den Chondriosomen eine Stoffwechselfunktion zuschreibt (1907, 1911). Was aber das topographische Verhältnis der Chondriosomen zu anderen Zellstrukturen, vor allem zu den Cytomitomfibrillen, betrifft, weicht die Auffassung Mislawskys von der seines Lehrers darin ab, dass nach Mislawsky die

Chondriosomen zwischen den Fibrillen des Cytomitoms gelagert sind, wogegen Heidenhain, wenigstens was die Chondriosomen (= Altmanns Granula) in den Darmepithelzellen betrifft, dieselben für genuine Plasmamikrosomen hält, welche „verdichtete Stellen des Cytomitoms“ darstellen.

Champy (1911) fand bei der Untersuchung der Pancreaszellen von Bombinator, dass „pendant la sécrétion pancréatique comme pendant la sécrétion intestinale, les mitochondries se résolvent en granulations. La forme granuleuse semble donc être l'état dynamique de l'appareil mitochondrial, dont la forme filamenteuse serait l'aspect statique“ (S. 68).

G. Arnold (1912) fand ebenso in den Pancreaszellen vom Meerschweinchen, dass die Chondriosomen Sekretgranulabildner sind, wogegen Bensley (1911—1912), der dasselbe Objekt untersucht hat, noch nichts über die Bedeutung der Chondriosomen in der Sekretgranulabildung äussert.

Literatur speziell über die Hauptzellen der Fundusdrüsen.

Altmann behandelt in „Elementarorganismen“ (2. Aufl., Text S. 130—131, Taf. 5, Fig. 2) die Hauptzellen der Fundusdrüsen. Nach den Abbildungen und dem übrigens sehr kurzgefassten Texte, welcher einige Zeilen umfasst, zu urteilen, hat Altmann mit seiner speziellen Methodik nur mittelmässige Bilder der Haupt- und Belegzellen wie der mukösen Drüsenzellen erhalten können. Er äussert sich hierüber (S. 130 bis 131) wie folgt: „Wie im ruhenden Pancreas und anderswo, so findet man auch in den Magendrüsen zweierlei Elemente vor, runde Körner und elementare Fädchen, doch sind dieselben hier so verteilt, dass die ersteren den Belegzellen, die letzteren den Hauptzellen zukommen. Es ist augenscheinlich nur ein Teil der Zellenelemente, der besonders in den Hauptzellen bei Anwendung der beschriebenen Methoden in Er-

scheinung tritt, und es lässt sich annehmen, dass weitere Methoden auch weitere Ergänzungen bringen", ein Ausspruch, welcher von Altmanns Scharfsinn und gesunder Kritik der eigenen Arbeit zeugt, und dessen volle Berechtigung u. a. Müllers Arbeiten über dieses Thema bewiesen haben. In Altmanns Abbildungen der Fundusdrüsenzellen (Taf. 5, Fig. 2) sehen wir die granuläre und filare Struktur in den Hauptzellen schlechter beibehalten als in den Belegzellen. Wir sehen ein System meistens grober, gebogener, einzelner oder zusammenhängender oder sich verzweigender kürzerer und längerer Fädchen und Stäbchen, sowie einzelne granuläre Gebilde, welche doch selten vollkommen sphärisch sind und sich von gewöhnlichen Sekretgranulis durch ihre geringe Grösse unterscheiden. Diese filaren und granulären Gebilde kommen in den Zellen in wechselnder Anzahl vor, indem sie in einem Teil der Zellen ganz fehlen können, während sie in anderen Zellen zahlreich vorhanden sind.

In der allgemeinen Literaturübersicht über die serösen Drüsenzellen wurde schon erwähnt, dass E. Müller in den Hauptzellen auch fadenförmige Gebilde beobachtet hat. Ich führe wörtlich seine Äusserung (1898, S. 631) hierüber an: „Wenn wir von dem Hungerbilde ausgehen, so sehen wir, dass die Körper der Hauptzellen von grossen, schönen, schwarzgefärbten Granula ausgefüllt sind. Diese Granula liegen in einer rosafarbigen Grundsubstanz, die beim ersten Anblick homogen erscheint, in der man bei genauerem Studium aber sehr feine, dünne, mit der Längsachse des Zellkörpers parallele Fädchen findet." Müller hält diese fadenförmigen Gebilde für identisch mit Altmanns vegetativen Fäden, teilt aber nicht Altmanns theoretische Anschauungen über ihre Bedeutung. Er findet im Gegenteil, dass kein Grund vorliegt, ihnen mit Altmann eine direkte Rolle bei der Sekretbildung zuzuschreiben. Überhaupt schenkt

Müller diesen fadenförmigen Gebilden wenig Aufmerksamkeit und lässt die Frage über ihre Bedeutung offen.

Théohari (1899) beschrieb in den Hauptzellen des Hundes grobe Fäden, welche ein Netzwerk im basalen Teile der Zelle bildeten und von Methylenblau gefärbt wurden. Diese Fäden wurden nur in Tätigkeitszuständen beobachtet und fehlten in Inanitionsstadien und nach Pilocarpininjektionen.

Regaud (1908, 2) hat auch die Hauptzellen des Hundes auf das Vorkommen von Mitochondrien hin untersucht. Er unterscheidet scharf das Ergastoplasma von den Mitochondrien, was aus folgendem, einer späteren (Regaud und Mawas 1909, 2, S. 462) Arbeit entnommenen Zitate hervorgeht: „Dans les cellules principales des glandes peptiques du chien il existe deux différentiations protoplasmiques bien distinctes par leur morphologie, leur localisation et leurs réactions: les unes, déjà connues, répondent à l'ergastoplasme, les autres, nouvellement observées, répondent aux mitochondries. Mitochondries sont donc là des objets nettement différents.“ Regaud konstatierte, dass die Mitochondrien, ebenso wie in anderen Drüsenzellen, abnehmen, während die Sekretgranula sich vermehren und umgekehrt, dass also ein umgekehrtes Verhältnis zwischen dem quantitativen Vorkommen beider Systeme von Granulagebilden besteht. Leider ist mir diese Arbeit von Regaud nicht im Original zugänglich gewesen, sondern habe ich mich mit Selbstreferaten in anderen, mir zugänglichen Publikationen begnügen müssen. Nach Regaud werden auch in den Hauptzellen Sekretgranula aus Mitochondrien gebildet.

Hoven (1912) hat in den Hauptzellen des Hundes und der Katze Chondriosomen und Sekretgranula gefunden, erwähnt aber im Text diese Zellformen nur vorübergehend. Die von Hoven gelieferte Zeichnung (Fig. 8) von den Fundusdrüsen des Hundes enthält wenig Chondriosomen; die Sekretgranula sind nur als runde, weisse Lücken sichtbar. Ein

Zusammenhang zwischen Sekretgranulis und Chondriosomen ist nicht bemerkbar.

Zusammenfassung und Diskussion über die Hauptzellen.

Aus der in den letzten Jahren erschienenen Drüsenliteratur geht hervor, dass die Forscher, welche das Vorkommen und die Rolle der Chondriosomen in serösen Drüsenzellen untersucht haben, darüber einig sind, dass die fädchenförmigen Gebilde, welche Altmann unter dem Namen „vegetative Fädchen" in serösen Drüsenzellen beschrieb, mit später in denselben Drüsenzellen beschriebenen, mitochondrialen Gebilden identisch sind.

Sowohl Altmann als E. Müller hatten also lange vor der Aufstellung des Chondriosomenbegriffs mitochondriale Bildungen beschrieben. Wenn ich die Abbildungen, die Müller von den Hauptzellen des Katzenmagens in verschiedenen Tätigkeitszuständen gibt, mit meinen Chondriosomenpräparaten von den Hauptzellen vergleiche, so finde ich zwischen ihnen eine grosse Übereinstimmung. Meiner Ansicht nach unterliegt es keinem Zweifel, dass die fadenförmigen Gebilde, welche Müller beobachtete, und diejenigen, welche später Regaud und jetzt ich beschrieben haben, identisch sind.

Indem ich nun zu einem Vergleich zwischen meinen Untersuchungsresultaten über die Hauptzellen und den in den letzten Jahren erschienenen, die Chondriosomen in den serösen Drüsenzellen betreffenden Arbeiten übergehe, so finde ich, dass meine Resultate in der Hauptsache Regauds (1908, 1 und 2, 1909, 2), Regauds und Mawas' (1909), Hovens (1911), Champys (1911) und G. Arnolds (1912) Auffassung bestätigen, nach welcher das Vorhandensein der Chondriosomen in serösen Drüsenzellen im nächsten Zusammenhang mit der Bildung der serösen Sekretgranula steht, indem dieselben ein Derivat der Chondriosomen sind. In diesem Hauptpunkte sind alle erwähnten

Forscher einig, aber über die Art, wie die Sekretgranula aus den Chondriosomen gebildet werden, sind die Ansichten geteilt. Die Auffassung, zu der ich gekommen bin, schliesst sich an die vorher von Regaud ausgesprochene an. Regaud scheint mir das richtige getroffen zu haben, wenn er behauptet, die Chondriosomen seien eine Matrix für die Sekretgranulabildung, eine plastische Substanz, welche die Sekretgranula aus Stoffen, die sich im Cytoplasma befinden, aufbaut. Die Annahme, dass die Sekretgranula durch direkten Zerfall der Chondriosomen entstehen sollten, ist nicht zutreffend, da, wie schon verschiedene Forscher ausdrücklich hervorgehoben haben, die Sekretgranula Gebilde von bedeutend grösserem Kaliber als die Chondriosomenfädchen sind. Die Unmöglichkeit dieser Annahme wird besonders deutlich beim Studium derjenigen Arten, welche, wie der Mensch, äusserst feine Chondriosomen haben (Figg. 6, 11), wo also der Kontrast zwischen Sekretgranulis und Chondriosomen grösser ist, als bei Tierarten, welche wie der Hund und das Kaninchen gröbere Chondriosomen haben.

Mislawskys (1911) Erklärung der knospenförmigen Anschwellungen im Verlauf der Chondriosomen als Fixationsartefakte muss ich aufs bestimmteste ablehnen, ebenso die Hypothese, dass die Chondriosomensubstanz resorbiert würde, um dem Cytoplasma der Drüsenzellen als Material zur Sekretgranulasynthese zu dienen. Die Hauptsache in Regauds u. a. Beobachtungen über den Sekretionsprozess in serösen Drüsenzellen ist gerade der Erweis der direkten aktiven Rolle der Chondriosomen bei der Bildung der Sekretgranula. Die an den Chondriosomen befindlichen Anschwellungen, welche Vorstufen der Sekretgranula bilden, sind ein Ausdruck dieser Aktivität.

Ein Umstand in der Chondriosomenstruktur der Hauptzellen, welchen ich auch früher beschrieben habe, ist der, dass die Chondriosomen nicht immer als isolierte Gebilde ohne Zu-

sammenhang untereinander erscheinen, sondern dass sie durch quergehende Anastomosen verbunden sein können und dass in glücklichen Fällen an der Basis der Zelle ein Netzwerk von Chondriosomensubstanz beobachtet werden kann. Letzteres Strukturbild wurde besonders beim Hunde (Fig. 7) beobachtet. Dieses muss besonders hervorgehoben werden, um so mehr als Meves (1907, 1910) sowie Champy (1911) und Duesburg (1912) ausdrücklich auf die Isolierung der Chondriokonten voneinander hingewiesen haben. Ich komme auf diesen Punkt, der für unsere Auffassung von den Chondriosomen wichtig ist, in der allgemeinen Übersicht am Schlusse der Abhandlung zurück.

Schliesslich finde ich einige allgemeine Bemerkungen über die Sekretion und die Rolle der verschiedenen Zellteile in den serösen Drüsenzellen am Platze.

Durch den Nachweis, dass in den serösen Drüsenzellen besondere Organe, die Chondriosomen, vorkommen, durch deren Tätigkeit die für diese Gruppe von Drüsenzellen charakteristischen Granula entstehen, welche das Vorstadium eines wichtigen Teiles des Sekretes bilden, ist die grosse Bedeutung dieser Zelleinschlüsse in den Lebensäusserungen dieser Zellen bewiesen worden. Damit kann aber die Möglichkeit einer Beteiligung seitens anderer Zellkonstituenten (des Zellkerns, des Netzapparates usw.) in den Sekretionsvorgängen nicht ausser acht gelassen werden. Der Zellkern erleidet während des Sekretionsprozesses in manchen Drüsenzellen grosse Veränderungen, und seine Beteiligung an der Sekretbildung, wie in den allgemeinen Lebensprozessen, ist wahrscheinlich von der allergrössten Bedeutung, obgleich es nicht möglich ist durch morphologische Analyse allein dieselbe näher zu bestimmen.

Ein Austritt von Kernbestandteilen corpusculärer Form muss als sehr zweifelhaft angesehen werden. In den serösen Drüsenzellen kann von einem solchen Vorgang nicht die Rede

sein. Nicht einmal die serösen Drüsengranula, die die nächsten Vorstufen eines wichtigen Teiles des Sekretes sind, treten, wie man früher irrtümlich annahm, als solche, corpusculär aus der Zelle, sondern sie werden vor ihrem Austreten in flüssige Form umgewandelt.

Es sei hier übrigens bemerkt, dass in der Drüsenhistologie oft der Fehler gemacht worden ist, und noch gemacht wird, dass man die Untersuchungsergebnisse, die durch Untersuchungen an einem Objekte gewonnen sind, als für alle Drüsenzellen geltend verallgemeinert hat. Die histogenetischen Vorgänge der Sekretbildung dürften keineswegs in allen Drüsenzellen eine gleiche sein, ebensowenig wie die daraus hervorgehenden chemischen Produkte, die Sekrete, es sind. Im Gegenteil lehren die drüsenmorphologischen Untersuchungen, dass der Sekretionsmodus in den verschiedenen Drüsenzellen sehr bedeutende Verschiedenheiten zeigt. So ist der Sekretionsvorgang in den serösen Drüsenzellen auch anatomisch ein anderer als in den Schleimdrüsenzellen, wie die von diesen Zellen abgesonderten Sekrete chemisch und physiologisch verschieden sind. Der Sekretionsmodus braucht übrigens nicht immer granulärer Art zu sein. Es gibt Forscher (Prenant u. a.), welche z. B. die Existenz wirklicher Schleimgranula in den Becherzellen verneinen.

Die sogenannten echten Cardiadrüsen.

Eigene Beobachtungen.

Um die Untersuchungen der epithelialen Elemente des Magens zu vervollständigen, wurde die Schleimhaut von einigen Hundemagen an der Grenze zwischen Ösophagus und Cardia untersucht. Das Resultat der Untersuchungen war in jedem Falle, in bezug auf das Vorkommen von spezifischen Drüsenzellen an der Grenze zwischen der Speiseröhre und dem Teil

des Magens, wo die Zone der Fundusdrüsen beginnt, ein negatives. Die Fundusdrüsenzone erstreckte sich in diesen Ventrikeln bis hinauf gegen den Ösophagus, jedoch so, dass die letzten Drüsengänge der Fundusdrüsen gegen den Ösophagus zu an Grösse abnahmen. Diese wenig entwickelte Cardiaregion war jedenfalls sehr klein und umfasste nur wenige Drüsengänge. Was die Zellformen der am weitesten in den Cardiateil hinauf gelegenen Drüsen betrifft, so bestehen sie aus denselben Elementen, woraus auch die gewöhnlichen Fundusdrüsen aufgebaut sind, d. h. aus Haupt- und Belegzellen, welche nach einigen Forschern erst am Übergange zwischen der Magen- und Speiseröhrenschleimhaut verschwinden sollen.

Literaturübersicht über Cardiadrüsen.

Ausser den Fundus- und Pylorusdrüsen ist im Magen noch eine dritte Art von Drüsen, die sog. Cardiadrüsen, beschrieben worden.

Ellenberger (1887), welcher den Cardiateil des Magens bei verschiedenen Haussäugetieren untersuchte, fand, dass die Drüsenzellen in der Cardiadrüsenzone den serösen Drüsenzellen am meisten ähnlich waren, indem ihr Protoplasma ein feingranuliertes Aussehen hatte.

Schaffer (1897) dagegen, der die Cardiaregion des Menschen untersuchte, fand, dass die Cardiadrüsenzellen am meisten den Pylorus- sowie den Brunnerschen Drüsen ähnlich waren und Schleimreaktionen gaben, obgleich weniger stark als die typischen Ösophagusdrüsenzellen.

Edelmann (1889) fand beim Hunde keine spezifischen Cardiadrüsen.

Haane (1905) fand bei Raubtieren entweder eine kleine Cardiadrüsenregion (Hund) oder eine intermediäre Zone (Katze), oder auch beide (Hund). Nach Haane bestehen die Cardiadrüsen aus spezifischen Drüsenzellen, welche sich sowohl von

den echten Schleimdrüsenzellen (z. B. Ösophagusdrüsenzellen) als von den Pylorusdrüsenzellen unterscheiden sollen. In der intermediären Cardiadrüsenzone sollen Cardiadrüsenzellen abwechselnd mit Haupt- und Belegzellen vorkommen, ebenso wie in der intermediären Pylorusdrüsenzone Haupt-, Beleg- und Ösophagusdrüsenzellen abwechselnd vorkommen.

Oppel (Lehrbuch, II. Teil, und Ergebnisse, Bde. 12, 14 und 16) hält die sog. Cardiadrüsen für „decadente oder regressive Bildungen, welche aus den Fundusdrüsen durch Schwinden ihrer charakteristischen Belegzellen hervorgehen" (1907, S. 276). Ebenso Bensley (1903).

Mein Material ist viel zu gering, als dass ich auf Grund eigener Untersuchungen das Vorkommen einer besonderen Cardiadrüsenregion beim Hunde leugnen oder bestätigen könnte.

Die von mir untersuchten Übergänge zwischen Magen und Speiseröhre beim Hunde fielen, wie schon erwähnt, in bezug auf das Vorkommen einer solchen Drüsenzone, negativ aus. Nach den Angaben in der Literatur zu urteilen, scheint dieser Teil des Magens im Bau der Schleimhaut bedeutende Variationen zu zeigen, und zwar sowohl innerhalb einer und derselben Art als besonders unter verschiedenen Tierarten.

VI. Belegzellen.

Eigene Beobachtungen. Figg. 15—16.

Die von Kolster angegebene Methodik zur Untersuchung von Chondriosomenstrukturen eignet sich besonders gut zum Studium des feineren histologischen Baues der Belegzellen der Fundusdrüsen. Die Haupt- und die Belegzellen in Kolster-

Benda- sowie in Kolster-E-H-Präparaten zeigen in Form, Aussehen und Färbbarkeit so bedeutende Unterschiede, dass eine Verwechslung dieser Drüsenzellen nicht vorkommen kann. Die Granula, welche mehr oder weniger dicht gehäuft in den Belegzellen beobachtet worden und eines der charakteristischen Kennzeichen dieser Zellen sind, treten beim Arbeiten nach den Kolsterschen Vorschriften ausserordentlich deutlich und scharf begrenzt hervor. In Bendapräparaten sind die Unterschiede in der Färbbarkeit der Granula ziemlich gering ausser in forcierten Digestionsstadien, während in E-H-Präparaten die Unterschiede der Farbenintensität bei den verschiedenen Granulis sehr wesentlich sind, indem sich alle Übergänge zwischen beinahe schwarz gefärbten Granulis und solchen vorfinden, welche so wenig Farbstoff absorbiert haben, dass sie wie bleiche graue Schatten erscheinen. In E-H-Präparaten, welche nach E. Müllers (1898) Vorschrift mit Säurefuchsin nachgefärbt werden, nehmen einige Granula eine rote Farbe an.

Um auf eine nähere Beschreibung der beobachteten Strukturverhältnisse überzugehen, sei zuerst hervorgehoben, dass die Belegzellen sämtlicher untersuchten Arten, sowohl was die Textur als den Sekretionsmodus betrifft, einander sehr ähnlich sind. Das Bild, welches man in den nach den angegebenen Vorschriften dargestellten Präparaten von diesen Zellen erhält, hat folgendes Aussehen (Figg. 15—16):

In dicken Schnitten, sowie in Zellen, wo die Anhäufung der Granula reichlich ist, auch wenn der Schnitt dünn ist, erscheinen die Granula als kugelige Gebilde und sind auch meistens als solche beschrieben und abgebildet worden. Bei genauerem Studium unter Anwendung starker Objektive wird man jedoch finden, dass die Belegzellengranula nicht samt und sonders kugelige Gebilde sind, sondern im Gegenteil mehr oder weniger von dieser Form abweichen. Man sieht Granula, welche bei einer Einstellung als runde Gebilde erscheinen, bei

einer anderen mehr oder weniger von der kugeligen Form abweichen. Man sieht Granula von der Form kurzer Stäbchen, Coccen zum Verwechseln ähnlich, gebogene Stäbchen von verschiedener Länge, jedoch meistens so kurz, dass sie nicht als Chondriokonten charakterisiert werden können, weiter klümpchenförmige Bildungen von verschiedener Form und Grösse, mit einem Wort, was im ersten Augenblick als eine Sammlung runder, ganz gleicher Granula erscheint, erweist sich bei näherer Untersuchung als Gebilde, welche bedeutende Variationen in morphologischer Hinsicht bieten. Hiergegen könnte freilich eingewandt werden, dass die Granula der Belegzellen intra vitam wohl kugelige Bildungen sind, und dass die Abweichungen von der kugeligen Form nur durch fehlerhafte Fixierung oder Destruktion während der langdauernden Nachbehandlung entstandene Kunstprodukte darstellen. Da die Nachbehandlung der Schnitte teilweise bei einer recht hohen Temperatur geschieht (Beizung mit Chromalaun, Eisen- und Sulfalizarinlösung, sowie besonders die starke Erhitzung bei der Kristallviolettfärbung), ist eine Destruktion der Zellelemente sehr gut denkbar. Dass die oben beschriebenen Strukturverhältnisse bei den Belegzellengranulis gleichwohl nicht Kunstprodukte sind, beweist der Umstand, dass die Granula der Hauptzellen in denselben Präparaten, welche zum Studium der Belegzellengranula benutzt wurden, als vollkommen kugelige Gebilde auftraten. Es ist unwahrscheinlich, dass ein Fixiermittel, das gut die Granula der Hauptzellen in den Fundusdrüsen konserviert, nicht dasselbe mit analogen Bildungen in den neben den Hauptzellen gelegenen Belegzellen tun sollte, da ja die Passage zu letzteren durch das Drüsenlumen sehr leicht sein muss, was dadurch bewiesen wird, dass bei einigen Tieren (Hund und Katze) Spirillen, welche im Magen leben, oft in den Belegzellen angetroffen werden [Bizzozero (1893), E. Müller (1898), Regaud (1908, 2)]. Auch

ich habe in jedem Präparate vom Hundemagen grosse Mengen Spirillen in den Drüsenlumina sowie in einem Teil der Belegzellen beobachtet. Die Erfahrung hat ausserdem gezeigt, dass die Granula der Hauptzellen schwerer zu konservieren sind, als diejenigen der Belegzellen, wenigstens bei Anwendung gewisser Fixiermittel.

Die Belegzellen zeigen ein verschiedenes Aussehen während verschiedener Funktionsstadien. Ich beschreibe näher die Strukturbilder beim Kaninchen.

Ruhestadium. Fig. 15. In Präparaten von hungernden Tieren findet man die Belegzellen dicht gefüllt mit Granulis, die in so zahlreicher Menge angehäuft sind, dass für die intergranuläre Substanz wenig Platz übrig bleibt. Doch auch in der Ruheperiode findet man hier und da Belegzellen, welche in ihrem Zelleibe, gewöhnlich im Centrum der Zelle, eine oder mehrere Stellen aufweisen, wo Granula fehlen oder nur spärlich zu finden sind. Diese granulafreien Räume im Zellleibe, welche in den Präparaten durch ihre geringe Affinität zu Farbstoffen gekennzeichnet sind, sind schon seit längerer Zeit als Vacuolen bekannt.

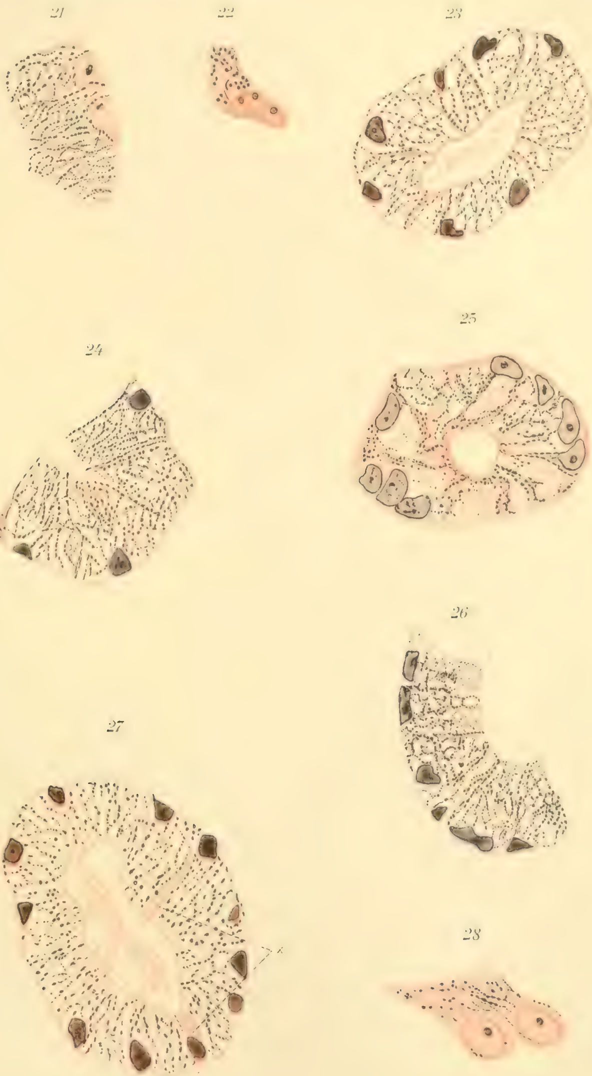
Digestionsstadium. Fig. 16. Während in Ruhestadien nur einzelne Belegzellen Vacuolen haben, nehmen diese während des Digestionsstadiums zu. So sieht man bei einem Kaninchen, das nach einer reichlichen Fütterung, welcher ein paar Tage Hungern vorangegangen waren, getötet wurde, in den meisten Belegzellen, besonders in den näher der Drüsenmündung befindlichen, eine oder zwei grosse Vacuolen, und in noch weiter fortgeschrittenen Digestionsstadien nehmen die Vacuolen noch mehr an Grösse zu, so dass schliesslich fast der ganze Zelleib in eine Vacuole umgewandelt ist. Doch findet man konstant auch in Belegzellen, in welchen diese Vacuolisierung vor sich gegangen ist, Granula, die in einer oder mehreren Schichten die Aussenwand der

Zelle bekleiden, und ausserdem noch einzelne Gruppen von Körnchen im Zelleibe, oder, was ebenso oft der Fall ist, einzelne Granula um den Kern herum, von welchem sie jedoch durch einen kleinen, aber deutlichen Zwischenraum getrennt sind. Auch in erschöpfenden Digestionsstadien fehlen in den Belegzellen die Granula nicht ganz. Die Vacuolen haben meistens ein homogenes, strukturloses, blasses Aussehen. Von Säurefuchsin wird der Inhalt rosenrot gefärbt. In den Vacuolen findet man nicht selten einzelne, schwach färbbare Granulareste.

Nach Pilocarpininjektion. In Belegzellen, welche von pilocarpinisierten Tieren herstammen, sollte man Zeichen einer starken Sekretion, also grosse Vacuolen in den Zellen erwarten. Eigentümlicherweise fand ich die meisten Belegzellen eines Hundes, welcher nach 24 stündigem Hungern 50 mg Pilocarpinchlorat subcutan bekommen hatte und 3 Stunden nach Injektion des Giftes getötet wurde, dicht mit Granulis gefüllt in fast ebenso hohem Grade, wie im Ruhestadium. Diese Dosis Pilocarpin war genügend, um in den Hauptzellen desselben Hundes eine stürmische Sekretion hervorzurufen. In anderen, und zwar in den meisten Fällen dagegen kamen nach Pilocarpininjektion grosse Vacuolen als Zeichen stürmischer Sekretion vor. Nie jedoch waren die Zellen ganz granulafrei.

Bei einer und derselben Art sind die Belegzellengranula einander so ähnlich, dass individuelle Verschiedenheiten, falls sie vorkommen, sich bei Untersuchungen mit unseren jetzigen Hilfsmitteln der Aufmerksamkeit entziehen. Dagegen bieten die Belegzellengranula, was die Form und Grösse betrifft, ziemlich bemerkenswerte morphologische Artvariationen.

Von den von uns untersuchten Arten hat das Kaninchen die grössten und plumpesten Granula, während sie beim Menschen viel zärtere Bildungen sind. Beim Hunde sind die Granula ebenfalls ziemlich grob.



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Ein Umstand von Bedeutung für unsere Auffassung der morphologischen Diginität der Belegzellengranula ist, dass sie nicht frei „in strukturlosem Protoplasma eingebettet“ liegen, wie der Fachausdruck in älteren Arbeiten lautet, sondern dass man unter günstigen Verhältnissen eine Tendenz der Granula, sich in kleinere oder grössere deutlich zusammengehörende Anhäufungen zu gruppieren, beobachten kann, obgleich die vereinigende Substanz schwer färbbar ist (Fig. 16). In wohlgelungenen Benda-Präparaten kann man jedoch zwischen einem Teil der Granula verlaufende, schwach rotgefärbte, schlecht konturierte Brücken, in E-H-Präparaten wieder entsprechende, schmutzig graublass gefärbte Bildungen erkennen. Wie wenig befriedigend die Herausdifferenzierung dieser intergranulären Brücken auch sei, so geht es doch hervor, dass sich zwischen den Granulis eine dieselben vereinigende Substanz befindet, welche andere Eigenschaften als das Cytoplasma im übrigen besitzt. Auch ohne die Substanz zwischen den Granulis färben zu können, kann man doch aus der Anordnung der Granula auf einen Zusammenhang zwischen ihnen schliessen: ihr gruppenweises Auftreten in dünnen Präparaten, in welchen man auch bisweilen eine kettenartige Anordnung in längeren oder kürzeren, geraden oder gebogenen Reihen sehen kann.

Aus den oben beschriebenen Strukturverhältnissen geht meines Erachtens deutlich hervor, dass diese Körnchen einer anderen Kategorie als die Sekretgranula der serösen Drüsenzellen (auch der Hauptzellen) angehörende Granulabildungen sind, dass sie alle Kennzeichen besitzen, welche Bendas Mitochondrien charakterisieren, und dass sie diesen zugezählt werden müssen. Diese Behauptung will ich im folgenden näher begründen.

Untersuchung der Belegzellen bei Embryonen.

Ausser den Belegzellen von adulten Individuen wurden Belegzellen menschlicher Früchte im achten und neunten

Schwangerschaftsmonat in denselben Präparaten, welche zur Untersuchung der Hauptzellen angewandt worden waren, untersucht, wodurch eine direkte Vergleichung beider Zellelemente unternommen werden konnte. Der Unterschied zwischen der Struktur der Haupt- und der der Belegzellen ist so gross, dass eine Verwechslung schwerlich stattfinden kann, obgleich in den Hauptzellen Sekretgranula fehlen. Der Zelleib der Belegzellen ist schon im embryonalen Leben so mit Granulis gefüllt, dass sie dasselbe Aussehen haben wie bei erwachsenen Individuen im Ruhestadium.

Literatur.

Durch frühere Untersuchungen über die Histologie der Fundusdrüsen ist von R. Heidenhain (1870), Rollett (1871), Langley und Sewall (1879) u. a. unzweifelhaft festgestellt worden, dass in diesen Drüsen zweierlei Zellarten vorhanden sind, welche nach R. Heidenhain „Hauptzellen" und „Belegzellen" genannt werden, während Rolletts Benennungen „delomorphe" und „adelomorphe" Zellen weniger allgemein anerkannt worden sind.

Nussbaum beschrieb 1877 die Belegzellen als grobgranuliert im Gegensatz zu den feingranulierten Hauptzellen. Sachs (1887) beschrieb und bildete in den Belegzellen des Menschen Vacuolen ab, von welchen er glaubte, dass sie unter pathologischen Verhältnissen grösser würden, während sie unter physiologischen Verhältnissen eine gewisse Grösse nicht überschritten.

Später sind die zahlreichen Forscher, welche sich mit der Histologie der Belegzellen beschäftigt haben, in allen wesentlichen Punkten zu demselben Resultat gekommen wie frühere Forscher. Zu erwähnen sind unter anderen Altmann (1894), Stöhr (1881—82), Hamburger (1889), Bonnet (1893),

E. Müller (1898). So beschrieb Stöhr in Belegzellen des Menschen Vacuolen von verschiedener Grösse und Aussehen, und äusserte, dass meist nur eine, in selteneren Fällen deren mehrere vorhanden waren. Er hielt den Inhalt der Vacuolen für aus Sekret bestehend. Hamburger polemisiert gegen Stöhrs Auffassung, nach der die Vacuolen Sekret enthalten sollten, und fasst dieselben als durch eine Leucocytenwanderung durch die Belegzellen entstanden auf. Während der drei ersten Stunden der Digestion fand er keine Vacuolen in den Belegzellen, erst nach dieser Zeit fingen sie an zu entstehen, um das Maximum ihrer Grösse während der sechsten Stunde der Digestion zu erreichen. Nach dieser Zeit fingen sie allmählich an, an Grösse abzunehmen. Bonnet kam zu ähnlichen Resultaten wie Stöhr. Ebenso wie Hamburger fand er Leucocyten in den Belegzellen. Bizzozero (1893) fand in den Vacuolen der Belegzellen beim Hunde oft die Spirillen, welche gewöhnlich in grosser Menge im Magen des Hundes vorkommen. Ebenso E. Müller, welcher in seinen berühmten Untersuchungen über die Histologie der Fundusdrüsen auch die Belegzellen eingehend behandelt hat. E. Müllers Untersuchungen der Belegzellen dürften die eingehendsten und detailliertesten über diese Zellelemente sein, und da sie mit einer Methodik, welche der in dieser Arbeit zur Anwendung gekommenen sehr ähnlich ist, ausgeführt worden sind, dürfte ein Referat derselben für unser Thema von nicht geringem Interesse sein. E. Müller fixierte, wie schon erwähnt worden, in Kopschs Lösung und färbte die dünnen Schnitte mit E-H. Oft wurden die E-H-Präparate mit Säurefuchsin nachgefärbt. E. Müller fand einen Teil der Belegzellen im Hungerstadium „dicht mit schönen blaugefärbten Körnchen gefüllt, die auf hellem Grunde scharf hervortreten“. In anderen Zellen fand er ebenso wie Stöhr u. a. grössere und kleinere Vacuolen, deren Inhalt auch er für Sekret hält, das aus den Körnchen gebildet wird. Die Granula der

Belegzellen sind ebenso wie die der Hauptzellen und anderer nach demselben Sekretionsmodus sezernierenden Drüsenzellen als Sekretionsvorstadien aufzufassen. In Stadien, wo die sezernierende Kraft der Belegzellen in hohem Grade in Anspruch genommen worden ist, verschwinden die Körnchen aus dem grössten Teile der Zellen. Die Körnchenauflösung fängt im Inneren der Zellen an; auch in Stadien sehr hochgradiger Sekretion, wo der grösste Teil der Körnchen in Sekret aufgelöst ist, welches den grössten Teil der Zelle füllt, findet man in der äussersten Peripherie der Zelle eine oder mehrere Schichten Granula, die die äussere Wand bekleiden. In der Gegend des Kerns erhalten sich die Granula auch öfter als anderswo im Zelleibe. Die Granula werden von E-H verschieden stark gefärbt — ein Teil der Granula wird fast schwarz oder blauschwarz, andere werden schwächer gefärbt; schliesslich trifft man auch Granula an, die gar nicht gefärbt werden, sondern als mehr oder weniger deutliche Schatten im Zellkörper erscheinen. Unterzieht man E-H-Präparate einer Nachfärbung mit Säurefuchsin, so beobachtet man, dass die Körnchen, welche mit E-H nicht gut gefärbt werden, begierig das Säurefuchsin absorbieren. E. Müller erklärt diese Erscheinung als ein Zeichen des Zerfalls der Granula; diejenigen von ihnen, die sich mit E-H färben lassen, sind frühere Stadien als die, welche den Farbstoff nicht absorbieren. Die Strukturbilder, die E. Müller beobachtet hat, sind also in allem Wesentlichen den von mir in dieser Arbeit beschriebenen sehr ähnlich. Der Unterschied liegt mehr in der Deutung des Gesehenen als in den Bildern selbst. Weiter verdient erwähnt zu werden, dass E. Müller die Belegzellengranula nicht als kugelige Gebilde, sondern als mehr oder weniger von der runden Form abweichend abbildet. Aber auch die Sekretgranula der Hauptzellen sind in Müllers Abbildungen nicht vollkommen rund. Auch Altmann (1894) bildet die Granula nicht in der für die Sekret-

granula charakteristischen kugeligen Form ab, in seinen Zeichnungen (Taf. 5, Fig. 2) weichen sie mehr oder weniger von der vollkommen runden Form ab; man sieht in ihnen Stäbchen von verschiedener Länge und Grösse, die aber meistens ziemlich kurz sind; also Bilder, welche der Hauptsache nach mit meinen Beschreibungen der Strukturverhältnisse der erwähnten Granula übereinstimmen. Im Texte charakterisiert Altmann die Belegzellengranula als gewöhnliche Sekretgranula, wie Altmann überhaupt alle Sekretgranula als gleichwertige Bildungen auffasst.

K. V. Zimmermann (1898) stimmt in der Hauptsache mit E. Müller überein. Nach Zimmermann soll ein Transport von Granulis in den Belegzellen vor sich gehen, indem Granula aus der Peripherie der Zelle und den centralen Teilen in den dazwischenliegenden intermediären Teil versetzt werden. Hier verlieren sie ihre Färbbarkeit mit E-H, lassen sich aber noch eine Zeitlang, nachdem sie diesen Farbstoff nicht mehr absorbieren können, mit sauren Farbstoffen färben, bis sie sich auflösen, um in Sekret überzugehen. Auch Kolossow (1898), welchem es gelang, Granula nur in den peripheren Teilen der Belegzellen gut zu färben, beobachtete, dass sie während des Sekretionsprozesses abnahmen und in Sekret übergingen, wobei die Zellen durch Schmälerwerden des peripheren Teiles kleiner wurden. Viel später kommen Nolls und Sokoloffs Untersuchungen (1905). Diese nehmen eine ganz besondere Stellung in der Reihe der Untersuchungen über die Histologie der Fundusdrüsen ein, infolge der besonderen Methodik, die zur Anwendung gekommen. Die genannten Forscher untersuchten nämlich die Fundusdrüsen von Hunden, welche nach Pawlows Vorschrift mit Magen- und Ösophagusfisteln versehen waren und scheingefüttert wurden. Stückchen der Schleimhaut wurden operativ (von Sokoloff) herausgenommen, während sie hauptsächlich von Noll untersucht wurden. Die Verff. kamen hinsichtlich

der Sekretbildung zu einer Auffassung, die von denjenigen anderer Forscher in gewissem Masse abweicht. Sie konnten keinen nennenswerten Unterschied der Färbbarkeit bei den Granulis finden, der von E. Müller, Zimmermann u. a. ausdrücklich betont wird. Die genannten Forscher konnten auch nicht bemerken, dass eine besondere Abnahme in der Anzahl der Granula während einer gewöhnlichen, nicht forcierten Sekretion stattfände, ebensowenig wie eine besondere Verkleinerung des Umfangs der Zelle. In ungefärbten lebensfrischen Präparaten konnten sie beobachten, dass eine Vergrösserung der Granula stattfand, statt einer Verkleinerung. Noll und Sokoloff betonen daher, dass die Belegzellen stundenlang sezernieren können, ohne dass eine Abnahme der Granula stattfindet. Nur während einer langdauernden und forcierten Sekretion entstehen in den Belegzellen Vacuolen. Der Sekretionsprozess in den Belegzellen geht also nach den beiden Forschern anders vor sich als in den Hauptzellen, in denen während der Sekretion die Granula immer zugrunde gehen. „Wie aber nun dann der Sekretionsvorgang wirklich ist", äussern die Verff. zum Schluss, „das lässt sich mit Sicherheit gar nicht sagen" (S. 124) — — —. „Mit Sicherheit aber geht aus unseren Untersuchungen hervor, dass wir in den Granula der Belegzellen Granula anderer Ordnung als in denen der Hauptzellen vor uns haben." Was das Verhalten der Belegzellengranula zu der sekretorischen Tätigkeit der Belegzellen betrifft, so herrscht mit Ausnahme von Nolls und Sokoloffs abweichender Ansicht Einstimmigkeit darüber, dass das von den Belegzellen gebildete Sekret durch Verflüssigung der Granula entsteht. Das Sekret häuft sich im Zellkörper an und bildet die Vacuolen. Diese Vacuolisierung, welche auf Kosten der Granula geschieht, ist eine so auffallende und konstante Erscheinung, dass sie ohne Zweifel von grosser Bedeutung für die Zelle sein muss. Man findet überhaupt keinen Schnitt

aus der Fundusschleimhaut, möge er aus einer noch so ausgesprochenen Ruheperiode stammen, in dem nicht wenigstens ein Teil der Belegzellen, besonders näher der Drüsenmündung, grössere oder kleinere Vacuolen enthielte.

Die Belegzellen sind auch mit Berücksichtigung der Chondriosomen untersucht worden. O. Schultze (1911) beschreibt in den Magendrüsen des Frosches, die nur Belegzellen enthalten sollen, sowohl Sekretgranula als Chondriosomen in den Zellen, ganz ebenso wie in serösen Drüsenzellen. Die Sekretgranula sollen von den Chondriosomen gebildet werden. Eine ganz ähnliche Beschreibung über die Struktur der Belegzellen des Hundes gibt Hoven (1912). Auch er fasst die Belegzellen als Drüsenzellen auf, in denen sowohl Chondriosomen als Sekretgranula vorkommen, was ich nicht habe bestätigen können.

Schlussfolgerung.

Im Gegensatz zu der vielverbreiteten Auffassung, nach der, Nolls, Sokoloffs, O. Schultzes und Hovens Ansicht ausgenommen, die Granula der Belegzellen zu den gewöhnlichen Sekretgranulis gezählt, und sie u. a. den Sekretgranulis der serösen Drüsenzellen gleichgestellt werden, geht als Resultat meiner Untersuchungen hervor, dass die Belegzellengranula nicht Sekretgranula im gewöhnlichen Sinne, sondern mitochondriale Bildungen sind. Diese Auffassung stützt sich auf folgende Eigenschaften derselben:

1. Während die Sekretgranula in den serösen Drüsenzellen gut konserviert vollkommen kugelige Gebilde sind, fand ich, dass die Granula der Belegzellen meistens von der kugeligen Form abweichen (Figg. 15—16).

2. Die Granula der Belegzellen liegen nicht einzeln voneinander isoliert im Zellkörper, wie es bei gewöhnlichen Sekretgranulis der Fall ist, sondern sie werden oft zusammengehalten

durch eine Substanz, welche schwächer färbbar ist, als die Granula selbst.

3. Die Belegzellengranula zeigen eine bedeutende Artenvariation hinsichtlich der Grösse und Form, während im Aussehen der serösen Sekretgranula verschiedener Arten wenigstens kein bemerkenswerter Unterschied beobachtet werden kann.

4. Hierzu kommt noch der Umstand, dass während früherer embryonaler Stadien, wo in den serösen Drüsenzellen wohl ein deutliches Chondriom zu finden ist, Sekretgranula aber nicht nachgewiesen werden können, die Granula in den Belegzellen schon ausgebildet sind.

Als Resultat der oben beschriebenen Untersuchungen geht also hervor, dass die Haupt- und die Belegzellen der Fundusdrüsen zwei voneinander gut unterschiedene Arten von Drüsenzellen sind, welche sowohl in ihren morphologischen Verhältnissen, wie in ihrem Sekretionsmodus, grosse Verschiedenheiten aufweisen. Der Unterschied zwischen diesen beiden Zellarten ist so bedeutend, dass ein Übergang von Hauptzellen in Belegzellen nicht denkbar ist. Die Granula der Belegzellen sind mitochondriale Bildungen, die nicht mit serösen Sekretgranulis verwechselt werden dürfen.

VII. Magenepithelzellen.

Eigene Beobachtungen. Figg. 17—20.

Die Epithelzellen des Magens und des Darmes sind nicht vollkommen gleich in ihrem Baue, sondern zeigen im Gegenteil Verschiedenheiten, wodurch man ohne Schwierigkeit diese beiden Zellarten voneinander unterscheiden kann. In der gewöhnlichen Magenepithelzelle unterscheidet man zwei Teile mit

wesentlich verschiedenem Bau, nämlich einen oberen Teil [nach Oppel (1896) Oberende, aber auch Aussenzone genannt] und einen basalen Teil, der den Kern enthält. Die Grösse dieser Zonen im Verhältnis zueinander ist sehr wechselnd. Die Aussenzone nimmt nämlich an Grösse von dem Magenlumen gegen das Magengrübchen zu ab und fehlt gewöhnlich in den Zellen, welche den Boden des Magengrübchens bedecken. Die Grösse der Aussenzone ist ausserdem von dem Funktionsstadium, in welchem sich die Magenepithelzellen befinden, abhängig, in der Art z. B., dass in einem menschlichen Magen, welcher sich in chronischem Reizzustande befand, die Aussenzone grösser war als in einem normal funktionierenden Magen. Bei menschlichen Embryonen findet man, dass die Aussenzone eine enorme Grösse im Verhältnis zum basalen Zellteil hat. Beim Hunde bemerkte ich, dass das Oberende oft von einer bedeutenden Grösse, besonders im Fundusteil, war, in welchem Funktionsstadium die Zellen auch fixiert worden waren, während dasselbe beim Kaninchen meistens verhältnismässig klein war.

In der mir zu Gebote stehenden Literatur habe ich nur bei Hoven (1912) Angaben über das Vorkommen von Chondriosomen in den Magenepithelzellen gefunden. Hoven beschreibt Chondriosomen meist in der Form von langen, gekrümmten, voneinander ganz isolierten Fäden, die nur im basalen Teile der Ventrikelepithelzellen zu finden sind. (Die Tierart ist nicht angegeben.)

Regaud, welcher die Hauptzellen des Hundemagens (1908, 2) untersucht hat, lässt sich auf die Frage über das Vorkommen dieser Bildungen in Oberflächenepithelzellen des Magens nicht ein. Die Oberflächenepithelzellen im Fundusteil des Hundemagens sind auch ein sehr schlechtes Objekt für Chondriosomenuntersuchungen, weil die äussere helle Zone der Epithelzellen bei diesem Tiere meistens sehr hoch ist und den grössten Teil der Zelle einnimmt. In den vielen Präparaten

von Hundemagen, welche ich untersucht habe, gelang es mir nur in einzelnen Fällen im Fundusteil Chondriosomenstrukturen in den Oberflächenepithelzellen nachzuweisen, wohl aber im Pylorusteil.

In Kolster-Benda- und Kolster-E-H-Präparaten tritt die für die Magenepithelzellen charakteristische Struktur sehr deutlich hervor. Das Oberende sticht durch sein helles Aussehen scharf vom dunkleren basalen Teile der Magenepithelzelle ab. Es ist auch meistens vollkommen strukturlos, besonders beim Menschen und Hunde. Bisweilen treten granuläre Bildungen hervor, die in Anzahl und Grösse wechseln und am meisten den Schleimgranulis in Becherzellen ähnlich sind. Bei Adulten kommt diese Körnelung in der Aussenzone weniger oft zum Vorschein als bei menschlichen Föten. Auch ein Mikrocentrum, meistens in der Form eines Diplosoma kann bisweilen in der hellen Aussenzone beobachtet werden. Dagegen fehlen in diesem Zellteil mitochondriale Bildungen vollkommen und kommen in Magenepithelzellen ausschliesslich im basalen Zellteile vor, wo sie konstante Bestandteile der Struktur der Zellen sind und charakteristische Variationen darbieten, sowohl bei verschiedenen Arten als in verschiedenen Funktionsstadien.

Mensch (Figg. 17 und 20).

Zum Ausgangspunkt der Beschreibung wähle ich die Magenepithelzellen des Menschen. Das Material, das diesen Untersuchungen der Magenepithelzellen zugrunde liegt, ist dasselbe, welches zur Beschreibung der Verhältnisse in den Hauptzellen benutzt wurde. Das Funktionsstadium stellt dasjenige der Ruhe dar (der Patient hatte während 24 Stunden vor der Operation keine nennenswerte Menge Nahrung eingenommen). Die Aussenzone ist von ansehnlicher Höhe, meistens jedoch kleiner als die basale Zellzone. Die beiden Zellteile stossen aneinander

mit einer ziemlich scharfen Grenzlinie, die gewöhnlich gegen das Lumen konkav ist.

Chondriosomen kommen im basalen Zellteil überall, sowohl ober- und unterhalb des Kernes, als zu beiden Seiten desselben vor. Sie sind in Reihen hintereinander, hauptsächlich in der Richtung der Hauptachse der Zelle — d. h. ähnlich wie Chondriomiten angeordnet. Die einzelnen Glieder der Chondriomitenreihen sind selten rund, sie bestehen nämlich meistens aus geraden, kürzeren oder längeren Stäbchen und Fädchen. Die Verteilung der Chondriosomen ist ziemlich gleichmässig in der ganzen Zelle. Wenn von einer reichlicheren Anhäufung derselben in irgend einem Teile der Zelle die Rede sein kann, so ist es an der Grenze zwischen der äusseren chondriosomenfreien Zone und dem übrigen Chondriosomen enthaltenden Zellteile. An der Grenze zwischen den beiden Zellzonen zeichnen sich die Chondriosomen durch stärkere Färbbarkeit als in anderen Teilen der Zelle aus. Lange bevor es mir gelungen war gute Präparate zu erhalten, hatte ich schon Chondriosomen in einer schmalen Zone zwischen dem oberen und unteren Zellterritorium, nicht aber anderswo färben können. In Epithelzellen, wo das chondriosomenfreie Oberende eine gegen das Lumen konkave Begrenzung hat, was am häufigsten der Fall ist, findet sich zwischen der äusseren Zone und den seitlichen Grenzen der Zelle gegen die benachbarten Zellen eine gegen das Lumen immer schmäler werdende Partie, welche zum basalen Teil der Zelle gehört, von dem sie eine direkte Fortsetzung ist, welche sich also zwischen die Oberenden benachbarter Zellen einschiebt (Fig. 17). Diese Zusammengehörigkeit mit dem Basalteil der Zelle äussert sich auch darin, dass in diesem Teil der Zelle Chondriosomen bis an das Lumen vorkommen. Auch hier sind sie ebenso scharf begrenzt wie in übrigen Zellteilen, weisen also keine Zeichen des Zerfalls auf. Sucht man eine Stelle im Präparat auf — was keinerlei Schwierigkeiten bereitet —, welche

einen Tangentialschnitt durch die äussere Zone der Zelle wiedergibt, kann man auf der Oberfläche derselben Chondriosomen desselben Aussehens und Baues wie in übrigen Teilen der Zelle finden, welche sich bis zur äusseren Grenze der Zelle gegen das Lumen hin erstrecken (Fig. 17). Sucht man eine Stelle auf, wo eine Anzahl Epithelzellen auf der Höhe des äusseren chondriosomenfreien Teiles der Zelle quer durchschnitten worden sind, sieht man die quergeschnittenen Chondriosomen in der Form von punktförmigen, intensiv gefärbten, dicht aneinander gedrängten, an der Grenze zwischen beiden Zellzonen, aber niemals im Innern der äusseren Zellzone angehäuften Bildungen.

Tief unten im Magengrübchen und noch weiter hinein an der Grenzzone zwischen dem Oberflächenepithel des Magens einerseits und den Fundus- bzw. Pylorusdrüsen andererseits, wo mehrere Zellelemente, welche Bestandteile der Schleimhaut des Magens sind, nebeneinander vorkommen, trifft man beim Menschen wie bei anderen Arten auf Zellformen, über deren Natur man anfangs im Zweifel ist. Sie gleichen in ihrem Bau, dem Aussehen des Kerns, der Färbbarkeit der Zelle usw. einigermassen den Oberflächenepithelzellen, unterscheiden sich aber von diesen durch das Fehlen der äusseren hellen Zellzone, sowie durch ihre unregelmässige Form. Chondriosomen kommen in diesen Zellformen zahlreich im ganzen Zelleib zerstreut vor und sind verschieden angeordnet, je nach der Form, welche die Zelle hat. Hat diese eine unregelmässige Form, so sind die Chondriosomen gewöhnlich in der Richtung des längeren Diameters, jedoch ohne besondere Regelmässigkeit, angeordnet. In Zellen, deren Hauptachse grösser ist als die Querachse, sind die Chondriosomen in der Richtung der Hauptachse angeordnet, übersteigt die Querachse dagegen die Grösse der Hauptachse, so sind die Chondriosomen hauptsächlich in der Richtung der Querachse angeordnet. Durch diese Neigung der Chondriosomen sich in

der Richtung des längsten Diameters der Zelle anzuordnen, unterscheiden sich diese Zellformen u. a. von den Hauptzellen, in denen sich die Chondriosomen durchgehends in der Richtung der Hauptachse, senkrecht gegen das Lumen anordnen.

Kaninchen (Fig. 18), Ruhestadium.

Beim Kaninchen finden wir dieselben Verhältnisse wie beim Menschen, nur mit dem Unterschiede, dass die Chondriosomen bei diesen Tieren viel gröber sind als beim Menschen. Im Oberende fehlen die Chondriosomen, welche dagegen in dem meistenteils grossen basalen Zellteile vorkommen und gleichmässig verbreitet sind. Die Chondriomitenanordnung ist auch hier die gewöhnliche. Ein Umstand, der beim Menschen nicht so sichtbar ist, tritt beim Kaninchen gut zutage. Die Chondriosomen sind hauptsächlich der Hauptachse der Zelle parallel angeordnet, zeigen aber doch kleine Abweichungen von der längsparallelen Richtung, indem z. B. die Chondriosomen, welche sich im supranucleären Teil einer Zelle befinden, gegen einen auf der einen Seite vom Kerne befindlichen Punkt konvergieren können. Hierdurch erhalten die Zellen ein sehr charakteristisches Aussehen. Weil dieses Verhältnis auch in Darmepithelzellen hervortritt und die Bedeutung dieser eigentümlichen Struktur im folgenden näher berührt werden soll, will ich diesen Punkt in diesem Zusammenhang nicht weiter besprechen.

Kaninchen, eine Stunde nach reichlicher Fütterung nach zweitägigem Hungern (Fig. 18). Unterscheidet sich von Präparaten von hungernden Tieren dadurch, dass die Chondriosomenanhäufung an der Grenze zwischen der Aussen- und der Innenzone grösser ist. In langdauernden Digestionsstadien ist die Chondriosomenvermehrung noch prägnanter.

Hund (Fig. 19).

Das Hundematerial, besonders vom Fundusteil, ist weniger dankbar zu bearbeiten als das vom Kaninchen. Das Oberende ist oft von bedeutender Grösse. Der Selbstverdauungsprozess geht ausserdem so rasch vor sich, dass es trotz der grössten Eile bei Herausnahme und Fixierung des Materials nur zu selten gelingt die Oberflächenepithelzellen genügend konserviert zu bekommen. Geeigneter zum Studium des Magenepithels ist der Pylorusteil des Hundemagens, in dem ich in den untersuchten Fällen lange Epithelzellen mit relativ kleiner Aussenzone gefunden habe.

Bei Untersuchung des Hundemagens auf die Chondriosomenstruktur der Oberflächenepithelzellen hin tritt nichts Neues zutage zu dem, was schon bei der Untersuchung dieser Zellen beim Menschen und Kaninchen zu beobachten ist. Die Chondriosomen sind viel gröbere Gebilde als beim Menschen und übertreffen an Grösse beinahe auch die entsprechenden Gebilde beim Kaninchen. Ebenso wie beim Menschen und dem Kaninchen sind beim Hunde die Chondriosomen gewöhnlich gleichmässig im Zelleibe zerstreut. Nach Fütterung dagegen tritt, wie eben beim Kaninchen beschrieben wurde, auch beim Hunde eine erhebliche Vermehrung der Chondriosomen im supranucleären Zellteile, ganz besonders an der Grenze zwischen der chondrioscmenfreien Aussenzone und der basalen Zellabteilung, ein. Die Vermehrung findet durch Volumenvergrösserung der einzelnen Chondriosomenindividuen und durch Zunahme der Zahl der Einzelchondriosomen statt. In Fig. 19, die das Aussehen der Oberflächenepithelzellen aus dem Pylorus eines Hundes, der 8 Stunden nach reichlicher Fütterung getötet wurde, wiedergibt, fällt sofort die grosse Menge der Chondriosomensubstanz im supranucleären Zellteile ins Auge.

Pilocarpinstadium. Eine subcutane Einspritzung von 50 mg Pilocarpinchlorat scheint keinen besonderen Einfluss auf die Strukturverhältnisse der Magenepithelzellen des Hundes zu üben. Der Hund, an dem das Experiment gemacht wurde, hatte eine Zeitlang vorher kein Futter bekommen. Die Strukturbilder der Magenepithelzellen entsprechen denjenigen des Ruhestadiums. Die Chondriosomen sind beinahe gleichmässig im basalen Zellabschnitt verteilt.

Magenepithelzellen bei menschlichen Embryonen.

Schon während des embryonalen Lebens gibt es Chondriosomen in den Magenepithelzellen; sie kommen auch dann nur in der Innenzone vor, welche im Verhältnis zu der oft riesig grossen Aussenzone nur von geringer Grösse ist. Fig. 20 zeigt das Strukturbild einer Magenepithelzelle von einem ausgetragenen menschlichen Fötus. Die Chondriosomen sind in der Innenzone spärlich vorhanden und ebenso zarte Bildungen wie bei den Adulten.

Historischer Überblick.

Frühere Forscher [Stöhr (1881—1882), Bonnet (1893), Zimmermann (1898), Oppel (1896) u. a.], welche die Morphologie der Magenepithelzellen bearbeitet haben, stellten als Eigentümlichkeit der Epithelzellen des Magens, welche dieselben von den Darmepithelzellen unterscheidet, fest, dass in jenen ein bestimmter Unterschied zwischen einer Aussen- und einer Innenzone gemacht werden kann.

Zimmermann unterscheidet bei den Magenepithelzellen des Menschen das Epithel an der Oberfläche und das tiefer in den Magengrübchen befindliche. Die helle Zone der Magenepithelzellen beschreibt Zimmermann in genügend entfärbten E-H-Präparaten als hell und farblos. Das Oberende ist auch Sitz des Mikrocentrums. Im Boden der Magengrübchen sowie noch tiefer drinnen zerstreut zwischen den Drüsen-

elementen des Magens beobachtete Zimmermann Zellformen, welche ein unregelmässiges, mit E-H dunkelgefärbtes Netzwerk enthielten. Der Kern war gross und rund und lag nahe der Zellbasis. In diesen Zellen konnte kein Unterschied zwischen einem oberen und einem unteren Teil gemacht werden, sondern sie erschienen Zimmermann als eine Vermischung dieser beiden Teile, welche in näher dem Lumen des Organs befindlichen Zellen gut unterscheidbar sind.

VIII. Pylorusdrüsenzellen.

Eigene Beobachtungen. Figg. 21—25.

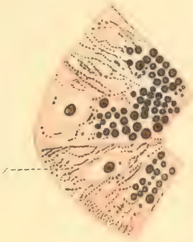
In der Literatur kommen, so viel mir bekannt ist, keine Angaben über mitochondriale Bildungen in den Pylorusdrüsenzellen vor.

Die Pylorusdrüsenzellen beim Menschen und Hunde sind von mir näher untersucht worden.

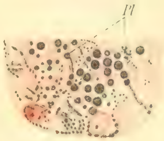
Hund (Figg. 23—24).

Die Pylorusdrüsenzellen beim nüchternen Hunde, bei einem Hunde, der 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit (Fig. 23) und einem, der 3 Stunden nach Pilocarpineingabe (Fig. 24) getötet wurde, weisen dieselbe Chondriosomenstruktur auf. Die gewaltigen Veränderungen, welche in den Ösophagusdrüsenzellen und in den Schleimdrüsenzellen der Nasenschleimhaut und wohl auch in manchen anderen, von mir nicht untersuchten, Schleimdrüsenzellen, nach subcutaner Einspritzung von Pilocarpin eintreten, habe ich in den Pylorusdrüsenzellen nicht wiederfinden können. Im Gegenteil bleibt die innere Struktur

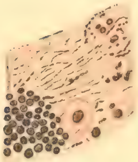
29



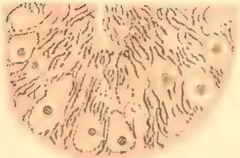
30



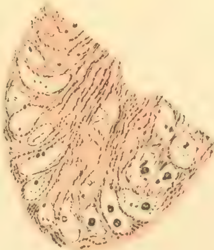
31



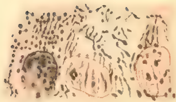
32



33



34



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

der Zellen, die Stellung und die Grösse des Kernes und die Masse des Mitochondriareaktion gebenden Stoffes unverändert. Die Pylorusdrüsenzellen reagieren folglich viel weniger auf Pilocarpinreizung als die Ösophagusdrüsenzellen. Vielleicht könnte man durch Eingabe grösserer Mengen des Giftes auch die Pylorusdrüsenzellen zu stürmischer Sekretion reizen und dadurch ähnliche Veränderungen hervorrufen, wie ich sie schon bei den Ösophagusdrüsenzellen beschrieben habe.

Ich kann mich damit begnügen, eine allgemeine Beschreibung von den beobachteten Strukturverhältnissen in den Pylorusdrüsenzellen zu geben (Figg. 23—24). Die Form der Pylorusdrüsenzellen wechselt; sie kann eine rectanguläre, kubische oder eine unregelmässige sein. Der Kern ist von unbedeutender Grösse und dicht an der Basis der Zelle gelegen. Im Zellkörper werden in Kolster-Bendapräparaten stark violettgefärbte granuläre Bildungen sichtbar. Die Granulabildungen sind scharf begrenzt und von wechselnder Form und Grösse. Sie sind oval oder klumpenförmig, selten vollkommen rund, weichen im Gegenteil mehr oder weniger von der sphärischen Form ab. Zuweilen kommen auch längere, stäbchenförmige Bildungen vor. Die granulären Zelleinschlüsse liegen nicht frei voneinander im Cytoplasma der Zellen isoliert eingelagert, sondern werden von Protoplasmabälkchen miteinander verbunden. Die Protoplasmafäden sind in der ganzen Zelle verbreitet und bilden ein Netzwerk mit groben, unregelmässigen Maschen. Diese Granulabildungen sind nicht als gewöhnliche Sekretgranula, wie sie in den serösen Drüsenzellen neben Chondriosomen vorkommen, auch nicht als Schleimgranula, sondern als Chondriosomen der Pylorusdrüsenzellen aufzufassen, welche die eigentümliche Lagerung innerhalb der Fäden des groben Zellnetzwerkes haben. Das Netzwerk kann in stark chromierten Präparaten leicht übersehen werden, die wirkliche Existenz der Fäden tritt aber klar zutage, wenn man wenig chromierte

Präparate betrachtet, in denen das Netzwerk stark gefärbt zum Vorschein kommt; die in den Fäden eingelagerten Chondriosomen können aber dann nicht unterschieden werden.

Die Strukturverhältnisse der Pylorusdrüsenzellen, wie ich sie oben beschrieben habe, erinnern sehr an diejenigen in den Ösophagusdrüsenzellen vom nüchternen Hunde, die in einem vorigen Abschnitte beschrieben wurden.

Mensch (Figg. 21—22).

Ebenso ist der Fall mit den Pylorusdrüsenzellen beim Menschen. Mein Material stammt von demselben menschlichen Magen her, den ich für Haupt- und Belegzellenuntersuchungen benutzt habe. Im Pylorusteile dieses Ventrikels, wo die Krebsgeschwulst lag, hatten die Pylorusdrüsenzellen eine enorme Grösse, so dass die Pylorusdrüsenzone schon mit blossem Auge gesehen werden konnte. Es fanden sich Pylorusdrüsenschläuche nicht nur, wie gewöhnlich, oberhalb der Muscularis mucosae, sondern auch unterhalb derselben, wie die Brunnerschen Drüsenschläuche. Socca und Bensaude (1900) haben bei einer für Pylorusstenose operierten Person eine gewaltige schon makroskopisch wahrnehmbare Vermehrung von den Pylorusdrüsenzellen oberhalb und unterhalb der Muscularis mucosae, wie in meinem Fall, beschrieben. Die von diesen Forschern beschriebenen Drüsenschläuche waren ganz gewöhnlich gebaut und enthielten eine einfache Schicht von typischen Pylorusdrüsenzellen. Ich fand dagegen in meinem Fall eine atypische Wucherung von Drüsenzellen, indem der Epithelbelag der Drüsengänge mehrschichtig war und meistenteils das Lumen von Epithelzellen ganz ausfüllte. Dass es sich hier um eine durch Schrägschnitte hervorgerufene Täuschung meinerseits handeln könnte ist ausgeschlossen. Unten waren diese kompakten Anhäufungen von Drüsenzellen gegen die eigentliche

Geschwulst scharf abgegrenzt. Die genaue mikroskopische Untersuchung ergab, dass diese Zellen typische Pylorusdrüsenzellen waren. Sie hatten nämlich alle dieselbe innere Struktur, die für Pylorusdrüsenzellen charakteristisch ist, und die sie von anderen in der Magenwand vorkommenden Zellformen unterscheidet. Die Zellkerne waren klein, klumpenförmig und meistens dicht an der Basis gelegen. Den Zelleib durchzieht ein Netzwerk von Fäden, in dem die Chondriosomen eingelagert waren.

Wahrscheinlich hat Saltzman (1913) Pylorusdrüsenzellen vor Augen gehabt, wenn er schreibt, dass er in der Schleimhaut von Ventrikeln, die wegen Krebses reseziert waren, in manchen Fällen weit im Fundusteile eine mit Fundusdrüsen abwechselnde andere Art Drüsen von einheitlichem Bau gefunden habe. Saltzman selbst identifiziert diese, von ihm als „indifferent" bezeichnete Drüsenzellen nicht mit Pylorusdrüsenzellen. Auch fand Saltzman oft Drüsenkomplexe, welche nicht nur oberhalb der Muscularis mucosae lagen, sondern auch diese durchbrachen und die Submucosa erreichten, meistens in Krebsventrikeln, in einem Falle sogar in einem krebsfreien Magen. Diese Drüsen schienen den oben erwähnten indifferenten Drüsen ganz ähnlich zu sein. Sie zeigten keine Zeichen maligner Wucherung. Ich kann nicht anders verstehen, als dass es sich hier um Pylorusdrüsenzellen handeln muss, obschon weder die Beschreibung noch die Zeichnungen Saltzmans dies mit Bestimmtheit beurteilen lässt, und der Autor selbst, wie schon bemerkt, die Frage von der Natur dieser Zellen offen lässt.

Die intermediäre Drüsenzone derselben Magenschleimhaut war dagegen von normaler Dicke und ordinärem histologischem Bau. Die intermediäre Zone der Ventrikelschleimhaut ist ein Übergangsgebiet zwischen der Pylorus- und der Fundusdrüsenzone, in deren Bildung alle diejenigen Drüsenzellformen teil-

nehmen, welche in diesen beiden Schleimhautregionen vorkommen. Die Verteilung der Pylorusdrüsen-, Haupt- und Belegzellen war gewöhnlich eine solche, dass die ersteren reichlicher in den oberen Teilen der Drüsenschläuche vorkamen, wogegen die Elemente der Fundusdrüsenzellen am reichlichsten den Grund derselben einnahmen. Wenn die Haupt- und die Pylorusdrüsenzellen nebeneinander vorkommen und die Technik ungünstig gewesen ist, können diese beiden Zellformen miteinander verwechselt werden, was auch mehrmals in Drüsenuntersuchungen geschehen ist. Mit der Kolsterschen Technik treten aber die Unterschiede zwischen Haupt- und Pylorusdrüsenzellen so deutlich hervor, dass sie ohne Schwierigkeit als zwei verschiedene Drüsenzelltypen erkannt werden können. Die Grundsubstanz der Pylorusdrüsenzellen (Figg. 21 und 22) hat ein helleres Aussehen als in den Hauptzellen, der Zellkern ist an der Zellbasis gelegen, und den Zellkörper durchzieht ein Netzwerk von Fäden, in dem die Chondriosomen eingeschlossen sind. Die Struktur der in der intermediären Zone liegenden Pylorusdrüsenzellen stimmt vollkommen mit derjenigen früher in den Pylorusdrüsenzellen des Hundes und in der Pylorusregion des Menschen näher beschriebenen überein, wie ein Blick auf die Zeichnungen 21, 23 und 24 sofort erkennen lässt.

Ausser Pylorusdrüsenzellen von Adulten, habe ich diese Zellen auch bei menschlichen Embryonen untersucht (Fig. 25). Die Pylorusdrüsenzellen haben bei Embryonen dieselbe innere Struktur wie bei Adulten. Ein Netzwerk mit unregelmässigen Maschen durchzieht die Zelle, und die Chondriosomen sind in demselben eingeschlossen. Die Pylorusdrüsenzellen der Embryonen unterscheiden sich von denen bei Adulten dadurch, dass bei Embryonen im Zelleibe der meisten Pylorusdrüsenzellen Stellen zu finden sind, wo kein Netzwerk und keine Chondriosomen vorkommen. Die chondriosomenfreien Stellen haben grosse Ähnlichkeit mit den Vacuolen der Belegzellen.

Literaturübersicht.

Man hat die Pylorusdrüsenzellen teils mit den Hauptzellen der Fundusdrüsen, teils mit den Brunnerschen Drüsenzellen identifiziert, teils sind sie als Drüsenzellen sui generis aufgefasst worden.

Ebstein (1870), der unter R. Heidenhains Leitung die Pylorusdrüsenzellen einer genauen Untersuchung unterwarf, kam zum Schlusse, dass Pylorusdrüsenzellen identisch mit den Hauptzellen der Fundusdrüsen seien. In Übereinstimmung mit R. Heidenhains damals eben aufgestellter Theorie (1870) von den Hauptzellen als Pepsinbildnern, schloss Ebstein, dass auch die Pylorusdrüsenzellen Pepsin absondern sollten. Die Ergebnisse Ebsteins erhielten eine nicht geringe Bedeutung dadurch, dass R. Heidenhain sie als Stütze für die Richtigkeit seiner oben erwähnten Theorie benutzte. Weil der Pylorusteil des Ventrikels nur eine Art von Drüsenzellen enthält, welche identisch mit den Hauptzellen der Fundusdrüsen sind, und weil im Pylorusteile wohl Pepsin, aber keine Salzsäure abgesondert wird, in dem Fundusteile aber ausser den pepsinabsondernden Hauptzellen noch eine andere Art von Drüsenzellen, die Belegzellen, zu finden sind, müssen die Hauptzellen Pepsin absondern, die Belegzellen dagegen Salzsäure.

Stöhr (1881—1882) fand grosse Übereinstimmung zwischen den Pylorusdrüsen- und den Hauptzellen. Stöhr hielt damals die Pylorusdrüsenzellen für „modifizierte Hauptzellen". Später aber äussert Stöhr in seinem Lehrbuche, dass durch geeignete Technik, Härtung in Müllerformol und Färbung mit polychromem Methylenblau, nachgewiesen werden kann, dass Haupt- und Pylorusdrüsenzellen verschiedene Zellformen vertreten. In der intermediären Zone zwischen dem Pylorus- und dem Fundusteile eines menschlichen Ventrikels, wo Pylorusdrüsen und Fundusdrüsen nebeneinander liegen, fand Stöhr

diese beiden Zellenarten einander so ähnlich, dass sie nicht unterschieden werden konnten. Noch viel später hat Stöhr in der Hauptsache dieselbe Auffassung. In der 14. Auflage (1910) seines Lehrbuches äussert er, dass die Hauptzellen und die Pylorusdrüsenzellen einander so ähnlich sind, dass man sie identifiziert hat. Ausser gewöhnlichen Pylorusdrüsenzellen enthalten die Drüsenschläuche der Pylorusschleimhaut, besonders reichlich beim Hunde eine andere Zellform, die Stöhr als „modifizierte Belegzellen“ auffasst. Diese Zellen sind in der Literatur als sog. Stöhrsche Zellen bekannt.

Nach Piersol (1894) sind die Brunnerschen Drüsen eine direkte Fortsetzung und eine höhere Spezialisation der Pylorusdrüsen des Magens.

Nach Zimmermann (1898) haben die Pylorusdrüsenzellen und die Brunnerschen Drüsenzellen beim Menschen dieselbe innere Struktur; nur sind diese etwas grösser als jene.

Kranenburgs (1902) Stellungnahme dürfte (nach Oppel 1902, S. 117) etwas unsicher sein: „Immerhin ist auch in den Figuren Kranenburgs das Netzwerk der Hauptzellen mit dem in den Pylorusdrüsenzellen nicht ganz gleich gezeichnet, es scheint in ersteren gegenüber den Körnern stärker entwickelt als in den letzteren.“ Nach Kranenburg (1901) haben die Pylorus- und Brunnerschen Drüsenzellen dieselbe innere Struktur mit Netzwerk, Körnern usw.

Cade (1900) fand Übereinstimmungen in der Struktur zwischen den sog. Halshauptzellen und den Pylorusdrüsenzellen.

Böhm und v. Davidoff (1903) halten die Pylorusdrüsenzellen und die Brunnerschen Drüsenzellen für ähnlich; die letzteren sind in der Regel etwas kleiner als die ersteren (wogegen Zimmermann behauptet, dass die Brunnerschen Drüsenzellen grösser sind).

Bloch (1903) fand, dass die Pylorusdrüsenzellen eine grosse Ähnlichkeit mit den Hauptzellen haben; die ersteren enthalten aber nicht die für die Hauptzellen charakteristischen Granula.

Oppel (1903) hält die Pylorusdrüsenzellen und die Brunnerschen Drüsenzellen für „ursprünglich identisch", jetzt gibt es zwischen den beiden Zellarten manche Verschiedenheiten.

Marie Kaufmann (1906) hält die Hauptzellen und die Pylorusdrüsenzellen für identisch: „Charakteristisch für die Fundusdrüsenregion sind die Haupt- und Belegzellen, für die Pylorusdrüsenregion die Hauptzellen" (S. 466).

In seinem 1911 herausgegebenen „Kursus der normalen Histologie" identifiziert Krause Hauptzellen mit Pylorusdrüsenzellen; die letzteren sollen auch Sekretgranula von demselben Aussehen wie in den Hauptzellen enthalten:

„Die (Pylorus-) Drüsen sind ausgekleidet von kubischen oder cylindrischen Zellen, die vollkommen den Hauptzellen der Fundusdrüsen gleichen und ganz wie diese grobe Sekretkörner in wechselnder Menge enthalten. Die Hauptzellen sind also, wie wir sehen, Elemente, die den Drüsen aller Magenabschnitte gemeinsam sind ...." (S. 266).

Ausser den gewöhnlichen am reichlichsten vorkommenden Pylorusdrüsenzellen hat man mehrere in den Drüsenschläuchen vorkommende Zellarten beschrieben, die von den gewöhnlichen mehr oder weniger abweichen sollten. Die „Stöhrschen Zellen" sind schon erwähnt. Sowohl die Stöhrschen als die „Nussbaumschen Zellen" (von Nussbaum 1877 beschrieben; wurden von Osmium geschwärzt und sollten Pepsin absondern) kann man wohl jetzt zu einer vergangenen Periode der Wissenschaft zählen, und sie besitzen folglich jetzt nur historisches Interesse.

M. Kaufmann (1906) fand sowohl im Pylorusteile des Magens als in den Brunnerschen Drüsen eines Hingerichteten

(Färbung Eisenhämatoxylin und Eosin) sowohl Belegzellen als „Stöhrsche Zellen“ und auch Übergangsformen zwischen beiden.

Zusammenfassung.

Die Pylorusdrüsenzellen stimmen mit den Ösophagusdrüsenzellen in ihrer inneren Struktur darin überein, dass in beiden ein cytoplasmatisches Netzwerk vorhanden ist, in dessen Fäden die Chondriosomen eingelagert sind.

In ihrer inneren Struktur sind also die Pylorusdrüsenzellen von den Hauptzellen der Fundusdrüsen, mit denen u. a. M. Kaufmann (1906) und Krause (1911) jene identifiziert haben, grundverschieden und können mit diesen nicht identisch sein. Diese beiden Drüsenzellarten gehören zu zwei verschiedenen Drüsenzellgruppen, die Hauptzellen zu der grossen Gruppe der serösen Drüsenzellen, die Pylorusdrüsenzellen zu den Schleimdrüsenzellen.

Von der mutmasslichen Bedeutung der Chondriosomen in der Bildung des von den Pylorusdrüsen abgesonderten Sekretes soll später in einer Zusammenfassung über die Ösophagus-, Pylorus- und Brunnerschen Drüsenzellen gesprochen werden.

IX. Brunnersche Drüsenzellen.

Eigene Beobachtungen beim Hunde. Figg. 26 u. 27.

Zwischen den Brunnerschen Drüsenzellen und den Pylorusdrüsenzellen beim Hunde ist in der Struktur eine so grosse Übereinstimmung vorhanden, dass ich mich, da ich schon die Strukturverhältnisse in den Pylorusdrüsenzellen eingehender beschrieben habe, hier kurz fassen kann.

Hungerstadium (Fig. 26). Die Zellen der Drüsenschläuche sind gross und hell; der Zellkern ist klein, stark gefärbt, von unregelmässiger Klumpen- oder Scheibenform, dicht gegen die Membrana propria gedrückt. Die Zellen haben verschiedene Formen: kubische, cylindrische oder Keilform, mit der Spitze nach dem Lumen zu gewendet. In den Zellen kommen wohl begrenzte, von Kristallviolett stark gefärbte Chondriosomen von verschiedener Form und Grösse zum Vorschein; runde, ovale, selten vollkommen sphärische Körner; auch längere Bildungen in der Form gerader oder gekrümmter Fädchen oder Stäbchen werden beobachtet. Die Chondriosomen, welche im ganzen Zelleibe verbreitet sind, liegen nicht frei im intakten Cytoplasma isoliert, sondern sie sind in den Fäden eines in der ganzen Zelle vorhandenen Netzwerkes mit unregelmässigen Maschen eingeschlossen. Chondriosomen werden ausserhalb des Netzwerkes nicht beobachtet. Das Netzwerk tritt in den stark chromierten und abgefärbten Präparaten weniger deutlich zum Vorschein, dagegen stark gefärbt in wenig chromierten Präparaten.

Sekretionsstadium (Fig. 27). 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Die Strukturbilder weichen von den bei Hungertieren beobachteten nur wenig ab. Die Zellen sind nicht, wie man hätte erwarten können, verkleinert, sondern im Gegenteil auffallend gross. Die Kerne sind ganz basal gelegen. Bei X findet sich in der Zeichnung mit sulfalizarinsaurem Natrium stärker gefärbte Scheiben von homogenem Aussehen. Die eine Scheibe enthält an der Basis einen Zellkern. Diese Scheiben zeichnen sich dadurch aus, dass sie keine Chondriosomen enthalten. Sie sind wohl als zugrundegehende Zellen aufzufassen, welche schon ihre Chondriosomen verloren haben.

Pilocarpinstadium. Auch nach der Pilocarpininjektion (50 mg) zeigen die Brunnerschen Drüsenzellen dasselbe Aussehen wie in physiologischen Tätigkeitszuständen.

Das intergranuläre Netz ist in der ganzen Zelle beibehalten, ebenso die Chondriosomen.

Atropinstadium. Nach Atropininjektion bleibt das Aussehen der Brunnerschen Drüsenzellen unverändert.

Literaturübersicht.

Eine genaue Untersuchung der Brunnerschen Drüsenzellen bei vielen Säugetieren, namentlich beim Schweine und Kaninchen, hat Schwalbe geliefert (1872). Schwalbe beschreibt in den Brunnerschen Drüsenzellen eine homogene Grundsubstanz, in der kleine Granula, nach der Ansicht Schwalbes Sekretvorstufen, eingebettet sind. Er fand grosse Übereinstimmung zwischen den Brunnerschen Drüsenzellen und den Schweissdrüsenzellen.

E. Klein (1879) unterscheidet in den Brunnerschen Drüsen zwei Zellformen, welche er für verschiedene Funktionsstadien hält. Die eine Zellform besteht aus längeren, hellen Zellen mit einem schalenförmigen gegen die Membrana propria gedrückten Kern; im Zelleib findet sich ein Netzwerk von Fibrillen. In der zweiten Zellform, die aus niedrigeren, breiteren Zellen besteht, ist das protoplasmatische Netzwerk dichter, mit engeren Maschen; der Kern ist rund und befindet sich ein wenig von der Membrana propria entfernt. Die erstbeschriebenen Zellen kommen vorzugsweise in Hungerstadien oder im Beginne der Digestion vor, die anderen nach einer längeren Tätigkeit.

Einige Jahre früher hatte R. Heidenhain (1872) mitgeteilt, dass sein Schüler Hirt eine grosse Übereinstimmung im Bau zwischen den Brunnerschen Drüsen und den Pylorusdrüsen gefunden und ähnliche Veränderungen in jenen beobachtet habe, wie Ebstein früher in den Pylorusdrüsenzellen. In ungefärbten Zellen hatte Hirt zahlreiche dunklere

Körner gesehen, die in einer hellen Grundsubstanz eingebettet waren.

Zimmermann (1898) teilt Beobachtungen über einige Strukturverhältnisse in den Brunnerschen Drüsenzellen beim Menschen mit. Er fand, dass die Brunnerschen Drüsenzellen eine vollkommen gleiche Struktur haben als die Pylorusdrüsenzellen beim Menschen. In der ganzen Zelle findet sich ein in E-H-Präparaten gut hervortretendes Netzwerk von Fäden, welche unregelmässige Maschen bilden. Drei Zonen können in der Zelle unterschieden werden: eine obere, ganz helle, eine mittlere, dunklere Zone und ein hellerer basaler Abschnitt. Die Centralkörperchen finden sich in der ersten Zone, die Zimmermann als Sekretsammelstelle bezeichnet.

Nach Anile (1903) gehören die Brunnerschen- und die Pylorusdrüsen zu derselben Drüsenzone (Gastroduodenaldrüsen Schiefferdeckers). Die Zellen sind in beiden Drüsen gleichartig gebaut. Die Brunnerschen Drüsenschläuche besitzen nur einerlei Epithel, dessen absondernde Tätigkeit unter einer muciparen Metamorphose einhergeht. Nach Anile ist der Sekretionsprozess auch in den Brunnerschen Drüsenzellen granulär; die Granula lösen sich dabei in dem Schleim auf, der sich durch eine Umwandlung des Zellprotoplasmas bildet.

Bogomoletz (1903) arbeitete mit einer eigenen Methode: Härtung in Flemmings Lösung, Färbung mit Safranin und Picroindigocarmin. Beim Kaninchen fand Bogomoletz in einigen Drüsenschläuchen in den Zellen 20—30 grobe rosagefärbte Granula von wechselnder Grösse. Die granulaführenden Zellen hält Bogomoletz für Zymogenzellen; die anderen Zellen, welche keine Granula enthalten, geben eine metachromatische Schleimreaktion, woraus Bogomoletz den Schluss für berechtigt hält, dass die Brunnerschen Drüsen sowohl

seröses als schleimiges Sekret absondern. In den Abbildungen Bogomoletz' wird kein protoplasmatisches Netzwerk sichtbar.

Bensley (1903, 1 und 2) untersuchte 19 Säugetierarten und fand bei allen, mit Ausnahme vom Kaninchen, in den Brunnerschen Drüsen nur schleimsezernierende Zellen, deren Drüsengänge von kubischen oder höheren Zellformen mit ovalen oder stäbchenförmigen an der Zellbase gelegenen Kernen zusammengesetzt waren. Wie früher Zimmermann, fand auch Bensley in den Zellen ein Netzwerk von Fäden, welches in der Mitte des Zellkörpers verdichtet ist. Beim Kaninchen beschreibt Bensley ebenso wie Bogomoletz auch bei vielen anderen Säugetieren, sowohl helle schleimsezernierende Zellen als solche, die Sekretgranula enthalten. Nach Bensley sind die Brunnerschen Drüsen beim Kaninchen seromucöse Drüsen, bei den anderen untersuchten Säugetieren nur mucöse.

Schon früher hatten viele Forscher berichtet, dass die Brunnerschen Drüsen Schleim sezernieren sollten: Kuczynski (1890), Schaffer (1891), Renaut (1897), Castellant (1898) u. a. Der von den Brunnerschen Drüsenzellen abgesonderte Schleim sollte jedoch nach der Ansicht mancher Forscher nicht mit dem gewöhnlichen Mucin identisch sein. So äussert Schaffer, der Brunnersche Drüsen beim Menschen untersucht hat: „Die Schleimnatur der Brunnerschen Drüsen ist also eine wesentlich andere als die der Becherzellen im Dünn- und Mastdarm und der Schleimepitheldrüsen" (1891, S. 444). Die ersteren gaben nicht Schleimreaktion mit Delafields Hämatoxylin, welches für das in Müllers Flüssigkeit gehärtete Material ein empfindliches Schleimreagens ist.

Nach Kuczynski (1890) sind die Pylorus- und Brunnerschen Drüsenzellen schleimabsondernd und einander „ähnlich".

Deimler (1906) behauptet, dass die Brunnerschen Drüsenzellen identisch mit den Pylorusdrüsenzellen sind. Alle beschriebenen Verschiedenheiten im Bau sind nach ihm von unwesentlicher Natur.

Nach Oppel (in mehreren Besprechungen in den „Ergebnissen" z. B. 1904) und nach Bensley sind diese beiden Drüsenzellformen „ursprünglich identisch" gewesen, doch finden sich nach Oppels Ansicht nunmehr „manche Verschiedenheiten".

Eine nähere Beschreibung über den Sekretionsmodus in den Brunnerschen Drüsenzellen liefert Bensley (1903, 2) in einer grossen Arbeit. Bensley unterscheidet drei Funktionsstadien:

1. Die ad maximum sekretgeladenen Zellen sind gross und hell, der Kern platt oder halbmondförmig in der äussersten Zellbase gelegen und von kleinen Mengen feinnetzförmigen Cytoplasmas umgeben. Der Zellkörper ist von einem groben Netzwerk von Protoplasmafasern, welche grobe, unregelmässige Maschen bilden, durchzogen. In den Maschen liegt das Sekret.

2. Im Zwischenstadium ist der Kern oval, das basale den Kern umgebende Cytoplasma ist vermehrt. In der Zelle können zwei sekretorische Zonen unterschieden werden. Eine proximale Zone, wo die Sekretgranula voneinander durch gröbere Protoplasmabalken getrennt sind als in der anderen distalen Zone. Die Sekretion ist entweder auf eine Stelle am freien Zellrand beschränkt, oder sie geht an zwei Stellen vor sich: am freien Zellrand und dazu noch in der Zellmitte, wo kleinere Granula gebildet werden. Eine neue Sekretion kann in der Umgebung des Kernes beginnen.

3. Im entladenen Zustand ist der Kern rund oder oval und näher in der Mitte der Zelle gelegen. Das basale feinnetzförmige Cytoplasma ist noch vermehrt (Oppel, 1904, S. 102).

Zusammenfassung über die Brunnerschen Drüsenzellen beim Hunde.

In den Brunnerschen Drüsenzellen findet sich wie in den Pylorusdrüsenzellen und Ösophagusdrüsenzellen in der ganzen Zelle ein Netzwerk von Fäden, welche unregelmässige Maschen bilden. Eingeschlossen in den Fäden des Maschenwerkes kommen Chondriosomen vor. Das Netzwerk ist früher u. a. von Zimmermann und Bensley beschrieben worden. Weder Bensley noch Zimmermann haben jedoch die in den Fäden eingeschlossene Mitochondriasubstanz gefunden, was ja natürlich ist beim Arbeiten mit der von ihnen benutzten Technik, wodurch das Maschenwerk stark gefärbt wird.

Beim Menschen.

Ich habe nur Gelegenheit gehabt die Brunnerschen Drüsenzellen beim Menschen in einem Falle zu untersuchen. Das Material stammte von einer älteren Frau her, die wegen Carcinoma pylori operiert wurde. Zur Untersuchung kam nur ein kleines Stück von der Duodenalschleimhaut ganz in der Nähe vom Pylorus. Demgemäss fanden sich Brunnersche Drüsenzellen nicht nur unterhalb der Muscularis mucosae wie gewöhnlich, sondern auch oberhalb derselben, wie bei den Pylorusdrüsenzellen der Fall ist. Der untersuchte Teil der Schleimhaut war also gewissermassen eine Übergangszone, wie die sog. intermediäre Zone der Ventrikelschleimhaut. In den Brunnerschen Drüsen sind sowohl Belegzellen (M. Kaufmann-Wolff 1911) als auch besondere Zellen mit acidophilen Granulationen (Oppel 1911) beschrieben worden. Obschon ich die Schleimhaut genau untersuchte, fand ich weder Belegzellen noch die Oppelschen Granulazellen, sondern nur eine einzige Art von Drüsenzellen, die gewöhnlichen hellen Drüsenzellen, deren Körper von einem weitmaschigen Netz von Fäden durchzogen ist.

Anhang.

Die Ausführungsgänge der Brunnerschen Drüsen beim Hunde (Fig. 28).

Beim Hunde finden sich mit einem besonderen Epithel ausgekleidete Ausführungsgänge, in die ein Teil der Drüsengänge ihr Sekret ausgiesst. Im Lumen solcher Ausführungsgänge trifft man Reste von ausgestossenen zugrundegegangenen Drüsenzellen in einer mehr oder weniger reichlichen Anhäufung. Die Ausführungsgänge sind ziemlich spärlich; ein Teil von den Drüsengängen ergiesst das Sekret direkt in Lieberkühnsche Crypten. Das Epithel der Brunnerschen Drüsen erstreckt sich meistenteils noch ein wenig oberhalb der Muscularis mucosae, höher findet sich ein besonderes Epithel, dessen Zellen sich sowohl von den Darmepithelzellen als von den Brunnerschen Drüsenzellen unterscheiden (Fig. 28). Von den Darmepithelzellen unterscheiden sich die Zellen der Ausführungsgänge unter anderem dadurch, dass sie keine Grenzmembran besitzen, und durch die Anordnung der Chondriosomen. Auch von den Brunnerschen Drüsenzellen unterscheiden sich die Zellen der Ausführungsgänge. Letztere sind dunkler gefärbt, die Kerne sind grösser, die innere Struktur eine andere. Die Zellen der Ausführungsgänge haben verschiedene Formen. Deren Chondriosomen sind meistens granulär, oder aber sie sind, obwohl seltener, von länglicher Gestalt. Die Chondriosomen sind in der ganzen Zelle verbreitet und hängen oft durch Verbindungsstücke miteinander zusammen. Die zwischen den Chondriosomen liegenden Verbindungsglieder bilden jedoch nicht ein deutliches, in der ganzen Zelle verbreitetes zusammenhängendes Netzwerk wie in den Brunnerschen Drüsenzellen selbst.

Literaturübersicht.

Nach Kuczynski (1890) reichen die Ausführungsgänge der Brunnerschen Drüsen bis an die Oberfläche der Schleimhaut des Duodenums wie bei dem Hund, der Katze und beim Schaf; oder sie münden in die Lieberkühnschen Crypten ein wie beim Pferd, Meerschweinchen, der Ratte, der Maus; bei dem Menschen, dem Rinde und dem Schweine münden sie sowohl mit eigenen Ausführungsgängen als direkt in die Lieberkühnschen Crypten ein.

Zimmermann (1898) beschreibt, dass beim Menschen die Brunnerschen Drüsen entweder durch einen besonderen Ausführungsgang, dessen Zellen alle Übergänge von gewöhnlichen Darmepithelzellen zu typischen Zellen der Brunnerschen Drüsen darbieten, oder direkt in Lieberkühnsche Crypten einmünden.

X. Panethsche Zellen.

Eigene Beobachtungen. Figg. 29–31.

Von den untersuchten drei Arten enthalten die Lieberkühnschen Crypten beim Menschen und Kaninchen Panethsche Zellen, beim Hunde dagegen nicht.

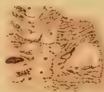
Mensch (Figg. 29 und 31).

Als Material ist Dünndarmschleimhaut von einem 59jährigen Mann, der wegen eines eingeklemmten Bruches operiert wurde, verwendet. Die kleingeschnittenen Schleimhautstücke wurden sofort nach der Entfernung aus dem Organismus in

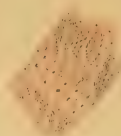
35



36



37



38



39



40



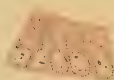
41



42



43



44



Werner u. Winter Frankfurt a. M.

die Kolstersche Lösung I gebracht. Ausserdem habe ich Stücke von der von Kolster (1912) beschriebenen anomalen Ventrikelschleimhaut, die lange Lieberkühnsche Crypten enthielt, angewendet. Das letztere Material wurde in kleine Stücke geschnitten und, noch während der Operation, in $3^1/_2$% Kaliumbichromat + 10% Formollösung fixiert.

Dünndarm. Fig. 29. Die verschiedenen Schichten der Darmwand sind von normaler Dicke. Die Schleimhaut ist überall beibehalten. Die Blutkapillargefässe des interstitiellen Gewebes sind strotzend mit Blut gefüllt. Im interstitiellen Bindegewebe kommen zahlreiche, meistenteils polymorphkernige Leucocyten vor. Die Lieberkühnschen Crypten sind wenig tief; Panethsche Zellen finden sich regelmässig im Fundusteile einer jeden Lieberkühnschen Crypte in verschiedener Zahl. Die Panethschen Zellen enthalten meistenteils mehrere Sekretkörner von verschiedener Grösse; Zellen mit nur einzelnen Sekretgranulis finden sich auch zuweilen. Dagegen kommen Panethsche Zellen oberhalb des Fundusteiles der Crypten nicht vor. Die Zellen selbst sind keil- bzw. pyramidenförmig mit der Basis an die Membrana propria und die Spitze gegen das Lumen gerichtet. Die Sekretgranula, welche vollkommen sphärische, grössere und kleinere, im Verhältnis zu der kleinen Grösse der Zelle jedoch ziemlich grobe Bildungen sind, liegen vorzugsweise im Spitzenteil der Zelle, so dass die breite Zellenbasis, wo der Kern gelegen ist, nur einzelne oder gar keine Sekretkörner enthält. Ausser den Sekretkörnern kommt in den Zellen ein anderes System von Granulabildungen vor, welche sich durch ihre kleinere Grösse und ihre Anordnung kennzeichnen: das sind die Chondriosomen der Panethschen Zellen. Die Chondriosomen der Panethschen Zellen beim Menschen (Fig. 29) entsprechen, was Aussehen, Anordnung und Rolle in den Lebensäusserungen der Zellen betrifft, vollkommen den respektiven Bildungen in

den Hauptzellen. Sie kommen in allen Teilen der Zelle vor, am zahlreichsten in der breiten Basis der Zelle, wo keine oder nur vereinzelte Sekretgranula vorkommen, werden aber auch in dem Spitzteile der Zelle zwischen den groben Sekretgranulis sichtbar. Der Gegensatz zwischen den groben Sekretgranulis und den kleinen Chondriosomen ist sehr auffallend (Fig. 29). Wie in den Hauptzellen des Menschen, liegen auch in den Panethschen Zellen die Chondriosomen vorzugsweise in Längsreihen (Chondriomiten) parallel mit der Hauptachse der Zelle angeordnet, aber auch längere homogene Bildungen (Chondriokonten) kommen vor. Die Chondriomitenform ist jedoch überwiegend. Wenn man seine Aufmerksamkeit darauf wendet und viele Zellen durchsucht, kann man zuweilen in der Spitze oder der Kontinuität der Chondriokonten knospenartige Anschwellungen sehen; solche Strukturbilder sind jedoch viel seltener als in den Hauptzellen der Fundusdrüsen. In unserer Fig. 29 kommt dieses wichtige Verhältnis — es handelt sich um die Bildung von Plasten, den Vorstufen der Sekretkörner — nicht deutlich zum Vorschein.

Panethsche Zellen in den Lieberkühnschen Crypten eines anomalen Ventrikels (Fig. 31).

Von Kolster (1912) beschriebener Fall. In dieser anomalen Ventrikelschleimhaut mit langen Lieberkühnschen Crypten war die Zahl der Panethschen Zellen auffallend gross. Panethsche Körnchenzellen kamen in dieser Schleimhaut nicht nur im Grunde der Lieberkühnschen Crypten vor, sondern auch ziemlich reichlich in den Seitenteilen derselben, wo sie normalerweise nicht beobachtet werden. Wie schon gesagt worden ist, war das angewandte Material in Kaliumbichromat-Formol gehärtet. Es wurde nach der Kolsterschen Methode I nachbehandelt. Eine längere (eine Woche lang und noch mehr) Beizung in der Chromalaunlösung war notwendig, um eine genügende Chromie-

rung zu erzielen. Die Struktur der oberhalb des Fundusteils der Lieberkühnschen Crypten gelegenen Panethschen Zellen geht aus der Beschreibung der Fig. 31 hervor, wo eine gewöhnliche Darmepithelzelle mit einem dünnen Cuticularsaum und eine körnerhaltige Zelle vorhanden sind. Die gewöhnlichen Darmepithelzellen enthalten längsverlaufende Chondriosomen. Auch in der Körnerzelle finden sich Chondriosomen, aber spärlicher als in gewöhnlichen Darmepithelzellen und zwar als dickere Bildungen als in gewöhnlichen Darmepithelzellen. Mit Ausnahme der Granula und der fehlenden Cuticularbegrenzung haben die Panethschen Zellen, die oberhalb des Fundusteiles der Lieberkühnschen Crypten gelegen sind, dasselbe Aussehen und dieselbe innere Struktur wie gewöhnliche Darmepithelzellen.

Das Vorkommen von Panethschen Zellen ausserhalb des Fundusteiles der Crypten kann eine gewisse Bedeutung haben bei der Besprechung von der Herkunft der Granulazellen. Kann sie als eine normale Erscheinung angesehen, oder muss sie als eine pathologische bezeichnet werden? Können Panethsche Zellen aus ausgebildeten mit Cuticula resp. Stäbchensaum ausgerüsteten Darmepithelzellen hervorgehen? Die nähere Diskussion dieses Problems liegt ausserhalb des Planes dieser Untersuchung. In der Nachbarschaft eines Dickdarmkrebses von einer Frau habe ich reichlich Panethsche Zellen im mittleren Dickdarm gefunden, obschon normalerweise Körnchenzellen im Dickdarm nicht vorkommen. Ich habe auch in dieser Hinsicht Stücke von der Dickdarmschleimhaut von einer Person untersucht, die wegen eines eingeklemmten Bruches operiert wurde, aber keine Panethschen Zellen gefunden. Ein chronischer Reizzustand scheint die Zahl der Panethschen Zellen vermehren zu können und solche an Stellen entstehen zu lassen, wo sie gewöhnlicherweise nicht vorkommen.

Kaninchen (Fig. 30).

Die Lieberkühnschen Crypten beim Kaninchen sind im Verhältnis zu den langen Crypten beim Hunde ebenso kurz wie beim Menschen. Panethsche Zellen kommen nur im Grunde der Crypten vor. Verschiedene Verdauungszustände habe ich wegen der schwierigen und zeitraubenden Technik nicht untersucht, sondern ich habe mich mit Material von einem Kaninchen begnügt, das vor dem Töten frei seine Nahrung hatte wählen können.

Die Beschreibung der Strukturverhältnisse in den Panethschen Zellen des Kaninchens kann ganz kurz sein, nachdem ich schon die Panethschen Zellen beim Menschen näher beschrieben habe, denn beim Kaninchen stimmt die Chondriosomenstruktur der Panethschen Zellen genau mit derjenigen beim Menschen überein. Die Chondriosomen beim Kaninchen sind vielleicht etwas gröbere Bildungen als beim Menschen, wie es sich auch für viele andere Epithelzellformen gezeigt hat. In unserer Zeichnung (Fig. 30) enthalten die Panethschen Zellen beim Kaninchen weniger Sekretgranula und auch weniger Chondriosomen als die gezeichneten Panethschen Zellen beim Menschen (Fig. 29). Beim Kaninchen liess sich dagegen die wichtige Plastenbildung in den Chondriosomen deutlicher erkennen als beim Menschen, was wahrscheinlich davon abhängt, dass das menschliche Material von einer Person herstammt, die eine längere Zeit keine Nahrung eingenommen hatte, während die Panethschen Zellen des Kaninchens in statu digestionis des Verdauungsapparates fixiert wurden. In Fig. 30 findet sich an zwei Stellen (Pl.) Plasten am Ende von Chondriokonten. Die Zellkerne treten wegen der starken Chromierung undeutlich hervor.

Literaturübersicht.

Schon 1872 beobachtete Schwalbe in ungefärbten Prä-

paraten vom frischen Darm der Ratte Körner, welche sicher in den später nach Paneth genannten Zellen gelegen waren und den Panethschen Körnchen entsprachen. Viel später beschrieb Paneth (1888) von neuem Körner in einigen Zellen, welche im Grunde der Lieberkühnschen Crypten von vielen Tierarten sichtbar wurden. Diese Zellformen, welche nachher Panethsche Zellen genannt worden sind, sollten nach Paneth spezifische Zellen sein, die weder mit den gewöhnlichen Epithelzellen noch mit den Becherzellen identisch sein sollten. Später sind die nach Paneth genannten Körnerzellen von vielen Forschern untersucht worden.

Schaffer (1891) untersuchte diese Zellen beim Menschen und fand, dass sie ausser den Granulis ein „intergranuläres Netzwerk" enthielten.

Nicolas (1891) beobachtete im Grunde der Lieberkühnschen Crypten bei Säugetieren nicht nur körnchenhaltige Panethsche Zellen, sondern auch Zellformen, welche nach Nicolas' Ansicht zu diesen in näherer Beziehung stehen sollten, schmale, stark färbbare Zellen, welche keine Körner enthielten. Diese Zellen hielt Nicolas für Zellen, welche ihre Körner eben ins Lumen entleert hatten.

Bizzozero (1889—1892—1893) hat die bekannte Theorie von den Lieberkühnschen Crypten als Regenerationsherden für das Oberflächenepithel der Darmschleimhaut im Gegensatz zu der Ansicht, dass die Crypten wirkliche Drüsen seien, die den Darmsaft absondern sollen, aufgestellt. Diese vielbesprochene Theorie von Bizzozero gründet sich auf eine Menge von Beobachtungen über die Struktur der Darmschleimhautzellen besonders beim Hunde. Bizzozero fand nämlich, dass die zahlreichsten Mitosen in den Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten vorkamen, und dass die Zellformen in den Crypten beim Hunde im Vergleich mit denen im Oberflächenepithel, den Eindruck von unentwickelten,

jugendlichen Zellformen machten: „Wenn wir mit unserer Untersuchung bei den Blindsäcken beginnend allmählich in der Drüse nach oben schreiten, bis wir deren Mündung erreichen, und dann zu den Zotten übergehen, sehen wir, dass zwischen der einen und der anderen Epithelform an keiner Stelle eine scharfe Grenze besteht; das Epithel verändert sich durch eine abgestufte Reihe von Übergangsformen" (1892, S. 339). Die Panethschen Zellen waren nach Bizzozero Jugendformen von Schleimzellen. Zwischen diesen beiden Zellformen fand er allerlei Übergangsformen.

Die Richtigkeit der Bizzozeroschen Theorie von den Panethschen Zellen als jugendlichen Becherzellen ist von vielen späteren Forschern lebhaft bestritten worden. Ebenso ist Bizzozeros Ansicht von den Lieberkühnschen Crypten als Regenerationsherden für das Oberflächenepithel nur von wenigen Forschern (z. B. S. Klein, 1906) anerkannt worden.

Zimmermann (1898) schliesst sich durch Untersuchungen über Panethsche Zellen im Dünndarm des Menschen an die Ansicht von Paneth und Nicolas an, dass die Panethschen Zellen spezifische Drüsenzellen seien.

Möller (1899), welcher eine grosse Anzahl von Tierarten untersuchte, fand Panethsche Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten bei allen anderen Arten ausser bei den untersuchten fleischfressenden Tieren (Hund und Katze). Auch nach Möller sollen die Panethschen Zellen ein spezifisches Sekret absondern.

Zipkin (1903) beschreibt Panethsche Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten des Dünndarmes bei einem Affen, Inuus rhesus.

Oppel (1897) fand, dass bei Echidna Panethsche Zellen nicht nur im Grunde, sondern auch an den Seitenwänden der Crypten vorkommen. Die Anzahl der Granula nimmt in den

höher gelegenen Zellen kontinuierlich ab. Daraus schliesst Oppel, dass die Panethschen Zellen regressive Zellformen sind.

S. Klein (1906) untersuchte Panethsche Zellen bei einem pflanzenfressenden Beuteltiere, Didelphys virginiana (Opossum), und dem Meerschweinchen und kam zu dem Schlusse, dass dieselben allem Anscheine nach ein proteolytisches Ferment absondern. Bei Didelphys virginiana fand Klein, dass die Lieberkühnschen Crypten im Verhältnis zum Oberflächenepithel einen rudimentären Charakter hatten. Panethsche Zellen kamen nicht nur im Grunde und in den Seitenteilen der Lieberkühnschen Crypten, sondern sogar zwischen den Zottenepithelzellen vor. Klein schliesst sich an die Bizzozerosche Theorie von den Lieberkühnschen Crypten als Regenerationsstätten des Oberflächenepithels an, teilt aber nicht die Anschauung Bizzozeros von den Panethschen Zellen als jugendlichen Becherzellen. Die Granula der Panethschen Zellen färben sich nach Klein nicht mit Schleimfarbstoffen, wie Mucicarmin oder Muchaematein, sondern wie die Sekretkörner in serösen Drüsenzellen, mit Eisenhämatoxylin, Neutralgentiana und Säurefuchsin. Das von Klein angewandte Material war in Bensleys Flüssigkeit gehärtet (Kaliumbichromat-Sublimat-Alkohol). In den Zellen fand sich ein protoplasmatisches Netzwerk, in dessen Maschen die Sekretkörner eingebettet liegen. Der basale Teil der Panethschen Zellen hatte eine grosse Affinität zu basischen Farbstoffen (Toluidinblau), so dass die Zellbasen entweder diffus mit diesem Farbstoffe gefärbt wurden, oder aber dort kam eine radiäre, fädige Struktur zum Vorschein. Klein identifiziert diese Fädchen mit den in anderen Zellen bekannten Basalfilamenten und schreibt ihnen eine grosse Bedeutung bei der Bildung der Sekretgranula zu. Klein hält die Basalfilamente für die Muttersubstanz (Prozymogen) der Sekretkörner.

Durch Verdauungsversuche beim Meerschweinchen konnte er nachweisen, dass die Sekretkörner bei der Verdauung vermindert werden, während die basale basische Substanz sich konstant verhält. Dies beruht darauf, sagt Klein, dass ein Gleichgewichtszustand zwischen der Sekretgranulaproduktion und den Basalfilamenten (dem Prozymogen) existiert. Die diffuse Färbung mit basischen Farbstoffen in der Basis der Zellen, welche zuweilen beobachtet wird, hängt nach Klein davon ab, dass das Prozymogen sich noch nicht in Basalfilamenten differenziert hat.

Prenant (1907) hat eine eigene Theorie über die Natur der Panethschen Zellen aufgestellt. Nach diesem Forscher sind die Panethschen Zellen weder jugendliche Becherzellen, wie Bizzozero behauptete, noch seröse Drüsenzellen, wie für die meisten Forscher, sondern sie sind spezifische Drüsenzellen, welche ein schleimiges Sekret absondern, das weder mit dem Schleim der Becherzellen noch mit dem Mucin der Speicheldrüsen identisch ist. Seine Beobachtungen machte Prenant an Material vom menschlichen Dünndarm, das entweder in Flemmings oder in Bouins Flüssigkeit gehärtet war, und entweder mit a) Eisenhämatoxylin und Eosin oder van Giesons Lösung oder b) nach einem besonderen Verfahren sukzessiv mit Eisenhämatoxylin, Eosin und Lichtgrün gefärbt. Nach Prenant machen die sezernierenden Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten einen derartigen Sekretionscyclus durch, dass 1. die körnchenhaltigen Zellformen, die gewöhnlich allein für Panethsche Zellen gelten, das erste Glied in dem Cyclus bilden. Nachdem die Granula eine gewisse Grösse und Reife erreicht haben, lösen sie sich auf, wodurch die Zellen 2. ein retikuliertes Aussehen bekommen. Die Maschen des protoplasmatischen Netzwerkes sind von einer Substanz aufgefüllt, die sich durch ihre Affinität zu Eosin und Lichtgrün kennzeichnet. Das in den Maschen gebildete Sekret

wird ins Lumen entleert. Sekretleere Zellen haben 3. ein helles retikuliertes Aussehen.

Bensley (1908) bekämpft die Prenantsche Theorie. Mit guten schleimfärbenden Mitteln konnte Bensley keine Schleimfärbung in den Panethschen Zellen wahrnehmen, was nach Bensley bestimmt gegen Prenants Auffassung spricht. Nach Bensley ist es schon nachgewiesen, dass die Panethschen Zellen zu den serösen Drüsenzellen gehören.

Eine ganz neue Theorie, die eine Umkehrung von der vielbesprochenen Bizzozeroschen bedeutet, hat Kull (1911) aufgestellt. Nach Kull gehen die Panethschen Zellen aus den Becherzellen hervor, nicht wie Bizzozero behauptet hat, die Becherzellen aus den Panethschen Zellen. Kull behauptet, dass er alle möglichen Übergangsformen zwischen den beiden Zellarten gesehen hat und gibt auch Zeichnungen von solchen.

Miram (1912) hat Panethsche Zellen der Maus in verschiedenen Digestionsstadien untersucht, ohne eigentlich sichere Stützpunkte für das Verhalten der Sekretion (= Körnerbildung) in den Panethschen Zellen unter dem Einfluss verschiedener Nahrung finden zu können. Nach längerer Inanition zeigten sich in den Panethschen Zellen Veränderungen, die auf eine Atrophie derselben hindeuteten. Die grösste Aufspeicherung von Körnchen schien bei Kohlenhydratnahrung stattzufinden. Was den Einfluss von Eiweiss- und Fettnahrung anbetraf, darüber konnte Miram nichts Bestimmtes äussern.

Trautmann (1910—1911), der die Verbreitung der Panethschen Zellen im Darmkanal vieler Haussäugetiere untersucht hat, fand, dass beim Pferde und Esel Panethsche Zellen im ganzen Dünndarm und im Cöcum, nicht aber anderswo im Dickdarm vorkommen. Bei der Katze finden sich Panethsche Zellen nur im Dünndarm. Die Zahl der Paneth-

schen Zellen nimmt kontinuierlich von den oberen zu den unteren Teilen des Darmkanals ab.

Beim Menschen fand Bloch (1903), dass bei Säuglingen Panethsche Zellen auch im Dickdarme vorkommen. Von den Blochschen Ergebnissen dazu veranlasst, untersuchte Schmidt (1905) den Dickdarm von vier Neugeborenen, ohne Panethsche Zellen zu finden. Dagegen fand Schmidt in drei pathologischen Fällen, chronische Reizzustände in der Nähe von Neubildungen usw., Panethsche Zellen im Dickdarm und im Appendix.

Zusammenfassung und Diskussion über Panethsche Zellen.

Wie aus dem Vorgebrachten ersichtlich, ist bei der Untersuchung von den Chondriosomenstrukturen beim Menschen und Kaninchen hervorgegangen, dass die Panethschen Zellen denselben Sekretionsmodus wie die Hauptzellen der Fundusdrüsen haben und folglich zu den serösen Drüsenzellen gehören. Wie in den Hauptzellen, sind auch in den Panethschen Zellen die Sekretgranula ein Chondriosomenderivat, indem sie in den beiden Zellarten in ähnlicher Weise als knospenförmige Anschwellungen (Plasten) in den Chondriosomen entstehen. Die plastenbildenden Chondriosomen haben längere Formen (Chondriokonten) als die im Ruhestadium sich befindenden, in denen die Chondriomitenanordnung vorherrschend ist. Der Zusammenhang zwischen den Chondriosomen und den Sekretgranulis tritt nicht so deutlich hervor, wie in den Hauptzellen; die Ursache hierzu liegt sicher darin, dass die Sekretion in den Panethschen Zellen viel langsamer geschieht als in den Hauptzellen, wodurch natürlicherweise die Stellen, wo in den Präparaten eine Plastenbildung zum Vorschein kommt, in den Panethschen Zellen viel seltener sind als in den Hauptzellen. Dazu kommt, dass ich wegen der schwierigen Technik nicht wie bei der Untersuchung der

Hauptzellen viele verschiedene Funktionsstadien der Panethschen Zellen habe berücksichtigen können. Doch konnte in den von mir untersuchten Präparaten, besonders beim Kaninchen (Fig. 30, Pl.) die Plastenbildung in den Chondriosomen deutlich beobachtet werden, so dass von den gesehenen Strukturbildern mit Bestimmtheit die wichtige Schlussfolgerung gezogen werden konnte, dass auch in den Panethschen Zellen die Chondriosomen Matrix für die Sekretgranulabildungen sind.

Ich schliesse mich also an die Mehrzahl der Forscher an, welche die Panethschen Zellen für seröse Drüsenzellen halten. Mein Verhältnis zu den Forschern, welche Panethsche Zellen nicht für seröse Drüsenzellen halten, geht aus dem Obigen deutlich hervor, und ich halte es darum für unnötig auf eine nähere Diskussion in dieser Frage einzugehen. Die Prenantsche früher erwähnte Theorie von der Natur der Panethschen Zellen lässt sich, so viel ich beurteilen kann, mit der Auffassung von diesen Zellen als serösen Drüsenzellen kaum vereinen. Die Frage, ob Panethsche Zellen ohne die charakteristischen Granula sich finden können, ist von mehreren Forschern bejaht worden, so von Nicolas, Prenant und zuletzt von Trautmann. Eine solche Möglichkeit ist denkbar, auch wenn man, wie der zuletzt erwähnte Forscher, die Panethschen Zellen für seröse Drüsenzellen hält. Es bleibt mir jedoch unverständlich, wie man Panethsche Zellen ohne Granula von neben denselben liegenden Zellen anderer Natur unterscheiden könnte. Zur Diagnose Panethscher Zellen gehört eben das Vorhandensein von Sekretgranulis.

Die Hypothese von Kull halte ich für verfehlt. Es wäre jedoch eine undankbare Aufgabe, dieselbe in Einzelheiten zu widerlegen.

Was schliesslich die Zusammengehörigkeit der von einem einzigen Forscher, Sidney Klein (1906) in den Panethschen Zellen beschriebenen Basalfilamente mit den Chondrio-

somen betrifft, halte ich eine Identität aus folgenden Gründen für ausgeschlossen:

1. Die von Klein beobachteten ergastoplasmatischen Bildungen waren nicht immer fädig differenziert, sondern erschienen oft nur als eine diffuse mit basischen Farbstoffen färbbare Masse in der Base der Zelle. 2. Auch in den Fällen, wo diese Bildungen eine deutliche filare Form hatten, waren die Fädchen viel gröber als unsere Chondriosomen, die sehr zarte Bildungen sind.

Anhang a). Strukturverhältnisse der Zellen im Fundusteile der Lieberkühnschen Crypten, welche keine Panethschen Granula enthalten.

Bei den Arten, welche Panethsche Zellen haben, trifft man zuweilen im Grunde der Crypten Zellen, die granulafrei sind. In Fig. 29 bei X findet sich eine solche Zelle. Die Chondriosomen sind in den granulafreien Zellen zahlreicher vorhanden als in den Panethschen Zellen und zeigen meistenteils eine Chondriokontenanordnung. Beim Hunde, der ja keine Panethschen Zellen hat, zeigen die meisten Zellen des Fundusteiles der Crypten dasselbe Aussehen wie die granulafreien Zellen des Menschen (Figg. 32 Dünndarm und 33 Dickdarm). Beim Hunde und beim Kaninchen sind die Chondriosomen viel gröber als beim Menschen.

Weder im Dünn- noch im Dickdarm zeigen die Chondriosomen in den Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten beim Hunde wahrnehmbare Veränderungen in verschiedenen Funktionsstadien.

Anhang b). Zellen mit unregelmässig angeordneten Chondriosomen beim Hunde (Fig. 34).

Die meisten Zellen in den Seitenteilen der Lieberkühnschen Crypten beim Hunde machen, wie Bizzozero hervorhebt, mit dem Oberflächenepithel verglichen, den Eindruck von geschrumpften Zellen. Die Zellen der Zotten sind mehr hoch

als breit, die Zellen in den Crypten dagegen verhältnismässig niedrig und zwar von rectangulärer oder quadratischer Form. Die meisten Zellen haben eine Grenzmembran, beinahe immer in der Form einer strukturlosen Cuticula. Zellen mit entwickeltem Stäbchensaum werden zahlreicher in den oberen Teilen der Lieberkühnschen Crypten beobachtet. Diejenigen Zellformen, welche eine Grenzmembran besitzen, zeigen eine regelmässige Chondriosomenstruktur. Doch trifft man nicht selten in den niedersten Teilen der Lieberkühnschen Crypten, und zuweilen auch in höheren Teilen Zellen, die sich durch eine abweichende Anordnung der Chondriosomen auszeichnen. In den meisten Zellen des Darmepithels zeigen die Chondriosomen eine sehr regelmässige Anordnung (in Chondriomitenreihen oder als Chondriokonten) parallel mit der Hauptachse der Zellen. In den Zellen dagegen, wovon die Rede ist (Fig. 34), sind die zahlreich vorhandenen Chondriosomen unregelmässig angeordnet. Wie aus dem Bilde zu sehen ist, ist das Aussehen der Chondriosomen von der Schnittdicke abhängig. Der Schnitt, nach dem Fig. 34 gezeichnet, war unregelmässig dick. In der links gelegenen Zelle, die dicker geschnitten ist, haben die Chondriosomen meistenteils Granulaform, in der mittleren, sehr dünn geschnittenen Zelle dagegen vorzugsweise eine Fadenform. Die Chondriosomen liegen unregelmässig im ganzen Zellleibe zerstreut und hängen durch Brücken miteinander zusammen. Diese Zellformen unterscheiden sich von den meisten anderen Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten beim Hunde dadurch, dass in jenen die Chondriosomen ohne bestimmte Anordnung in irgend einer Richtung liegen, während in den meisten Zellen die Chondriosomen regelmässig parallel mit der Hauptachse der Zelle angeordnet sind, obschon kleinere Abweichungen von dieser Richtung beobachtet werden.

Worauf beruht diese abweichende Lagerung der Chondriosomen? Es könnte ein Fixationsartefakt sein, weil die in Frage

stehenden Zellen im Grunde der langen Lieberkühnschen Crypten liegen, wohin die Bestandteile der Härtungsflüssigkeit schlechter eindringen als in die peripheren Partien. Das ist aber nicht der Fall, weil neben den Zellen mit unregelmässig gelagerten Chondriosomen solche mit regelmässiger Chondriosomenanordnung vorkommen. Die in Frage stehenden Zellen entbehren auch immer einer äusseren Grenzmembran. Meines Erachtens handelt es sich hier allem Anscheine nach um jugendliche Zellformen. Schon früher wurde darauf hingewiesen, dass in embryonalen Hauptzellen die Chondriosomen nicht die regelmässige Anordnung parallel mit der Hauptachse der Zelle haben, was wiederum in den Hauptzellen bei Adulten der Fall ist. Von mehreren anderen Forschern liegen ähnliche Beobachtungen vor. So sagt Duesburg (1908): „In den jungen männlichen Geschlechtszellen sind die Mitochondrien unregelmässig im ganzen Zelleibe zerstreut" (S. 290); später ordnen sie sich in charakteristischer Weise. Das Vorkommen dieser Zellformen am öftesten in den niedersten Teilen der Lieberkühnschen Crypten hängt wohl davon ab, dass hier die jüngsten Zellformen der Darmschleimhaut zu finden sind.

Anhang c). Andere Zellformen als Panethsche Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten.

Ausser den Panethschen Zellen, welche bei einigen Tieren, wie bei dem Hunde und der Katze, nicht vorkommen, haben verschiedene Forscher Zellformen beschrieben, die sich in irgend einer Hinsicht von den gewöhnlichen Zellen unterscheiden sollen. Nicolas beschrieb im Grunde der Lieberkühnschen Crypten schmale, dunkle, flaschenförmige Zellen, die er für entleerte Panethsche Zellen hielt. Diese Zellen enthielten massenhaft ganz kleiner Granula im Gegensatz zu den grossen Sekretkörnern in den Panethschen Zellen. Zimmermann (1898) beobachtete im Grunde der Lieber-

kühnschen Crypten im Duodenum des Menschen flaschenförmige helle Zellen ohne Cuticula, deren grösserer basaler Abschnitt stark aufgetrieben war (S. 653). Die Bedeutung dieser Zellen blieb für Zimmermann unklar.

Ciaccio (1896) hat „eine neue Zellform“ im Grunde der Lieberkühnschen Crypten beschrieben. Diese neuen Zellen fand er bei vielen Tieren, auch beim Hunde, welche keine Panethschen Zellen haben. Nach Ciaccio sollen diese Zellen nichts Gemeinsames mit den gewöhnlichen Darmepithelzellen, Becher- oder Panethschen Zellen haben, sie sollen Zellen „sui generis“ sein. Ciaccio arbeitete mit einem Material, das in Bouins Lösung gehärtet war. (Die Bouinsche Lösung enthält 15 Teile gesättigte wässerige Pikrinsäurelösung, 5 Teile Formol, 1 Teil — also 5% — Eisessig.) Die Schnitte wurden entweder nach der Eisenhämatoxylinmethode oder mit Eosin-, Tionin- oder Toluidinblau gefärbt. Die Zellen waren dicht mit Granulis erfüllt, welche viel kleiner waren als die Sekretkörner in den Panethschen Zellen. In den Zeichnungen Ciaccios sieht man die Zellen mit ganz kleinen Granulaabbildungen dicht aufgefüllt.

Diskussion.

Die Beschreibung Ciaccios von seiner „neuen“ Zellform erinnert viel an diejenige Nicolas’ über seine dunklen granulaführenden Zellen. Es liegt ja nahe anzunehmen, dass die Zellen Nicolas’ mit denen Ciaccios etwas zu tun hätten, da ja beide mit kleinen Granulis dicht aufgefüllt sind. Ciaccio selbst vergleicht aber nicht seine Zellform mit der von Nicolas beschriebenen.

Es ist eine schwere Sache zu entscheiden, was Ciaccio wirklich gesehen hat, denn der Artikel, wo er seine neue Entdeckung veröffentlicht, ist sehr kurz, und hat, wie der Verfasser selbst sagt, den Charakter einer vorläufigen Mit-

teilung. Er hatte die Absicht gehabt später ausführlicher über dieses Thema zu schreiben. Kein neuer Artikel ist jedoch, so viel ich weiss, in dieser Sache erschienen.

Wenn man bedenkt, dass die von Bouin angewandte Härtungsflüssigkeit so viel wie 5% Eisessig enthält, und der letzte, wie bekannt, die Chondriosomen löst, so ist es schon daher weniger wahrscheinlich, dass die Ciaccioschen Granula Chondriosomen wären.

Es liegt nahe anzunehmen, dass die von Ciaccio beobachteten Granula ein durch eine ungenügende Fixierung hervorgerufener Artefakt sind. Eben im Grunde der Lieberkühnschen Crypten beobachtet man nicht selten Zellen mit aufgequollenem Cytoplasma, das ein interplasmatisches Netz vortäuschen kann, und in den Zellen granuläre Bildungen von unregelmässigem Aussehen. Mögen die Granula der Ciaccioschen Zellen Artefakte sein oder nicht, als eine spezifische Zellform, die sich von anderen Zellen durch eine eigenartige Struktur und spezifische Funktionen auszeichnete, kann man die von Ciaccio beschriebene Zelle nicht ansehen. Meinerseits bin ich bei meiner Arbeit zu der Überzeugung gekommen, dass im Grunde der Lieberkühnschen Crypten bei den von mir untersuchten Arten, mit Ausnahme der Panethschen Körnchenzellen und der im Dickdarm auch im Fundus liegenden Becherzellen, nur eine einzige Zellart unterschieden werden darf. Beim Hunde ist das histologische Bild im Grunde der Lieberkühnschen Crypten noch einheitlicher.

XI. Darmepithelzellen mit Grenzsaum.

Eigene Beobachtungen. Figg. 35–38, 40–44.

Die meisten Zellen in den Lieberkühnschen Crypten und beinahe alle Darmepithelzellen auf den Zotten sind solche,

die eine äussere Begrenzung entweder in der Form einer strukturlosen Cuticula oder als Stäbchensaum haben. Die Zellen auf den Dünndarmzotten sind auch gewöhnlich in allen Dimensionen grössere Bildungen als die Zellen der Crypten, besonders viel länger, so dass das Studium der Binnenstruktur der Darmepithelzellen am besten an den Zottenepithelzellen überschaut werden kann.

Dünndarm des Hundes (Figg. 36—37, 40—44).

Wie schon Bizzozero ausdrücklich betont, haben die Epithelzellen in den langen Lieberkühnschen Crypten des Hundes im Vergleich zu den Zottenepithelzellen einen rudimentären Charakter. Was die Binnenstruktur der meisten Zellen in den Crypten des Hundes betrifft, zeigen sie eine weitgehende Übereinstimmung mit den Zottenepithelien, so dass sie in einem Zusammenhang behandelt werden können.

Die Kolstersche Methode mit der Eisenhämatoxylinfärbung und namentlich mit Bendas sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolettfärbungsmethode kombiniert, liefert eine beinahe spezifische Färbung der Chondriosomen in den Darmepithelzellen, in denen viele Bildungen, wie Fettkörner, Granula von allerlei Art dann nicht zum Vorschein kommen, die Chondriosomen aber in gut gelungenen Präparaten mit einer Deutlichkeit hervortreten, die den grössten Ansprüchen genügt. Dagegen treten die Zellgrenzen und Kerne oft undeutlich hervor. Die Chondriosomen zeigen bemerkenswerte Verschiedenheiten in verschiedenen Verdauungszuständen. Ich fange mit der Beschreibung der Strukturverhältnisse beim nüchternen Hunde an.

Ruhestadium (Figg. 36, 42). 24 Stunden nach der letzten Mahlzeit.

Obschon das Material sofort bei beginnender Asphyxie noch bei beibehaltener Blutzirkulation durch Laparatomie ent-

nommen ist, sind die äussersten Epithelzellen durch Selbstdigestion mehr oder weniger zerstört und für unseren Zweck untauglich. Brauchbare Zellen kommen nur in den Seitenteilen der Zotten vor. Die Chondriosomen, welche ziemlich grobe Bildungen sind, kommen in reichlicher Menge in allen Darmepithelzellen ohne Ausnahme vor. Sie zeigen eine Anordnung in Längsreihen nacheinander, parallel mit der Hauptachse der Zelle. Je länger die Epithelzelle ist, desto mehr ist die Chondriomitenanordnung ausgeprägt. Einige sehr charakteristische Abweichungen von der längenparallelen Anordnung, von denen später die Rede sein wird, kommen vor (Figg. 37, 42, 43). Was die einzelnen Chondriosomen betrifft, die Teile der Chondriomitenreihen sind, erweist es sich, dass solche in den verschiedensten Formen erscheinen: Granulaformen (Mitochondrien) vom verschiedensten Aussehen und längere Bildungen, Stäbchen oder Fädchen (Chondriokonten). Die Längsreihen teilen sich oft in spitzem Winkel, und sind auch sonst durch Queranastomosen miteinander verbunden. Diese Tatsachen kommen jedoch in einigen meiner Zeichnungen vom Digestionsstadium besser zum Vorschein (Figg. 43 u. 44) als im Ruhestadium. Die Chondriosomen sind über den grössten Teil der Zelle verbreitet, sowohl oberhalb als unterhalb des Zellkernes. Es gibt im Zelloberteil unterhalb des Stäbchensaumes eine schmale aber immer vorhandene Zone, die immer frei von Chondriosomen ist. Die Chondriosomen, die an diese Zone grenzen, enden scharf in einer mit der Querachse der Zelle parallelen Linie gegen dieselbe. Dadurch hat das chondriosomenfreie Feld immer die Form eines Rectangels (Figg. 35, 36 u. a.). Oft enden die Chondriosomen gegen diese Zone mit einer kleinen Knospe. Die Chondriomiten teilen sich oft hier in spitzem Winkel (Fig. 35). Oft beobachtet man, dass im Zellterritorium oberhalb des Kernes sehr wenige oder keine Chondriosomen vor-

kommen. Wir werden später auf die Deutung dieser gesetzmässigen Struktureigentümlichkeiten zurückkommen.

Die Verteilung der Chondriosomen im supranucleären Zellteile ist beim nüchternen Hunde ziemlich gleichmässig (Fig. 36). Dadurch, dass sich die Chondriomiten oft in der äussersten Spitze der Zelle, wo sie enden, dichotomisch teilen, wird die Zahl der Chondriosomen auf der Grenze gegen die oben beschriebene chondriosomenfreie Zone etwas grösser als anderswo.

Digestionsstadium.

Duodenalepithelzellen vom Hunde 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Figg. 37, 43 und 44. Die bemerkenswerte Verschiedenheit in der Chondriosomenstruktur in ruhenden und tätigen Darmepithelzellen fällt sofort ins Auge, wenn man die Figg. 36 und 37 miteinander vergleicht. Die Strukturanordnung der Chondriosomen ist in beiden Fällen die gleiche, es ist aber auffallend, dass die Masse der Chondriosomensubstanz in Fig. 37 viel grösser ist als in Fig. 36 und zwar im Zelloberteile.

Bei der Schätzung der quantitativen Masse der Chondriosomensubstanz in Schnitten ist jedoch grosse Vorsicht vonnöten, weil man sich sonst leicht irren kann. Diese Schätzung wird unter anderem dadurch erschwert,

1. dass die Grösse der Darmepithelzellen wechselt,
2. dass die Schnittdicke variiert,
3. dass die Lagerung der Chondriosomen von der Kernlage abhängig ist.

Wenn der Kern sich von der Basis gegen die Spitze verschiebt, werden die Chondriosomen im Spitzenteile näher zusammengedrängt. Eine solche Kernverschiebung kann eine wirkliche Chondriosomenvermehrung vortäuschen.

Durch eine allseitige Prüfung der Frage bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass die Vermehrung der Chondrio-

somensubstanz während der Verdauungsarbeit tatsächlich vor sich geht. Sie kann aber auf zweierlei Weise zustande kommen. Erstens durch Vergrösserung der einzelnen Chondriosomen und zweitens durch Vermehrung der Zahl der Chondriosomen, oder, wenn man die einzelnen Chondriosomen als Individuen betrachtet, als eine wahre Neubildung von denselben. In der Tat kommt die quantitative Vermehrung der Chondriosomen zustande sowohl durch Vergrösserung der Chondriosomen als dadurch, dass die Zahl der Chondriosomen vermehrt wird. Die Chondriosomen in tätigen Darmepithelzellen sind nämlich grösser als diejenigen in ruhenden Epithelzellen, und ebenso ist augenfällig, dass die Zahl der Chondriosomen in tätigen Zellen in dem am Lumen gelegenen supranucleären Zellteile beträchtlich grösser ist als in ruhenden Zellen (vgl. Figg. 36 und 34 vom Ruhestadium und 37 und 43 nach Fütterung. Die Volumenzunahme ist schwer in den Zeichnungen zum Vorschein zu bringen). Die eben beschriebenen Verschiedenheiten in der Chondriosomenstruktur zwischen ruhenden und tätigen Darmepithelzellen werden am besten auf den Zotten beobachtet, treten aber noch, obschon weniger auffallend (beim Hunde), in den obersten Teilen der Lieberkühn schen Crypten hervor, nicht aber in den tieferen Teilen derselben.

In diesem Zusammenhange mag auch gesagt werden, dass eben dieselben Veränderungen der Chondriosomenstruktur in verschiedenen Tätigkeitszuständen wie in Darmepithelzellen auch in Magenoberflächenepithelzellen beobachtet werden (vgl. Figg. 17 Ruhestadium und 18, 19 Digestionsstadien). Ich werde im folgenden näher die mutmassliche Bedeutung der Strukturunterschiede in ruhenden und tätigen Darm- und Magenepithelzellen in einem speziellen Abschnitt besprechen.

Atropin- und Pilocarpinstadium.

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Einwirkung des sekretionshemmenden Atropins und des sekretions-

erregenden Pilocarpins auf die Chondriosomenstrukturen der Drüsenzellen des Magen-Darmkanals wurden auch Darmepithelzellen in diesen Stadien untersucht. Die Hunde bekamen die Gifte nach längerem Fasten. Dosis: Atropin 5 mg und 50 mg salzsaures Pilocarpin.

Das Material wurde ca. 2 Stunden nach der Darreichung der Gifte fixiert. Atropinstadium. Im Darmlumen wenig Sekret. Becherzellen reichlich vorhanden. Die Chondriosomenstruktur der gewöhnlichen Darmepithelzellen hat ganz dasselbe Aussehen wie im Ruhestadium. Pilocarpinstadium. Im Darmlumen reichlich durchsichtiges, schleimiges Sekret. Becherzellen wenig vorhanden, dagegen reichlich sog. schmale Zellen. Die Chondriosomenstruktur hat dasselbe Aussehen wie im Ruhestadium. Eine Verminderung der Zahl der Chondriosomen konnte nicht beobachtet werden.

Einige Strukturdetails der Chondriosomen in den Darmepithelzellen des Hundes.

Es wurde schon oben gesagt, dass in den Darmepithelzellen die Anordnung der Chondriosomen hauptsächlich der Bendaschen Chondriomitenanordnung entspricht, d. h. dass sich die einzelnen Chondriosomen in der Form von Körnern, Stäbchen oder sogar Fädchen (Chondriokonten von Meves) in Reihen nacheinander ordnen, und noch dazu, dass die Chondriomitenreihen sich oft in spitzem Winkel teilen. Auch beobachtet man in guten Präparaten, dass sich einige Chondriomitenreihen, nachdem sie sich geteilt haben, wieder zu einem einzigen Fädchen zusammenschliessen, wodurch eine Art Ringbildung zustande kommt (Fig. 44), ohne dass die Chondriomitenanordnung dadurch unterbrochen wird. Queranastomosen zwischen den einzelnen Chondriomiten sind häufig vorkommend und werden besonders gut in Querschnittpräparaten beobachtet. (In den Figg. 40 und 41 kann deutlich wahrgenommen werden,

dass die scharf hervortretenden quergeschnittenen Chondriosomen, durch schmälere Brücken, die auf dieselbe Weise wie die Chondriosomen selbst gefärbt werden, zusammengebunden sind.)

Die Chondriosomen zeigen hauptsächlich eine Anordnung, die mit der Hauptachse der Zelle parallel ist. Diese Anordnung ist um so ausgeprägter, je mehr die Zellen in die Länge ausgezogen sind. Doch gibt es charakteristische Abweichungen von der längenparallelen Anordnung, die eine kurze Erwähnung erheischen. Betrachtet man eine Magen- oder Darmepithelzelle, sieht man oft, dass die Chondriosomen die allgemeine Tendenz haben gegen einen Punkt, der auf der einen Seite des Kernes gelegen ist, zu konvergieren (Figg. 19, 37, 42, 43). Eine Folge davon ist, dass auf derjenigen Seite der Zelle, wo der Konvergierungspunkt gelegen ist, Chondriosomen in grösserer Zahl liegen, als auf der anderen Seite. Weil die Chondriosomen in ihrer Anordnung intim mit den Cytomitomfibrillen verbunden sind, erklärt die von M. Heidenhain beschriebenen Verlaufseigentümlichkeiten der letzten die Tatsache, dass oberhalb und unterhalb des Kernes weniger Chondriosomen vorkommen als in anderen Teilen der Zelle. Viele Chondriomiten zeigen auch spiralförmige Drehungen in ihrem Verlauf (Figg. 42 und 43). Es sei daran erinnert, dass M. Heidenhain (1899, 1911) ähnliche Abweichungen für die Cytomitomfibrillen in den Darmepithelzellen beschrieben hat. In der allgemeinen Übersicht komme ich noch einmal auf die Frage von der Bedeutung dieser Strukturverhältnisse zurück.

Chondriosomen in Darmepithelzellen des Menschen (Fig. 35) und des Kaninchens.

Bei der Beschreibung der Chondriosomenstruktur in Darmepithelzellen habe ich ausführlich die Verhältnisse beim Hunde beschrieben, weil bei diesem Tiere die günstigsten Bedingungen

für solche Beobachtungen vorhanden sind; die Darmschleimhaut des Hundes ist nämlich mächtiger entwickelt als bei den anderen Untersuchungsobjekten (Menschen und Kaninchen), und die Chondriosomen beim Hunde sind verhältnismässig grobe Bildungen, was die Technik sehr erleichtert. In den Darmepithelzellen treten die verschiedenen Strukturverhältnisse, wie ich sie oben beschrieben habe, beinahe mit schematischer Deutlichkeit hervor, was mit den Chondriosomen in den Darmepithelzellen des Menschen nicht der Fall ist. Es zeigte sich nämlich, dass die Chondriosomen in den Darmepithelzellen des Menschen äusserst feine Bildungen sind, und es kostete mich grosse Mühe verwendbare Chondriosomenpräparate vom Menschendarm zu gewinnen. Als Material haben mir Stücke vom mittleren Dünndarm eines 59 jährigen Mannes gedient, der wegen eingeklemmten Bruches operiert wurde. Die kleinen Dünndarmstückchen wurden sofort nach der Entfernung vom Organismus, noch vor der Beendigung der Operation, der ich als Assistent beiwohnte, in Kolsters erste Härtungsflüssigkeit gebracht. Die Nachbehandlung des Materials geschah gemäss den Vorschriften für Kolsters Methode I. Ausser einer Hyperämie und einer Leucocyteninfiltration im interstitiellen Gewebe, war das Aussehen der Schleimhaut normal.

Die Chondriosomen in Darmepithelzellen des Menschen (Fig. 35) sind äusserst feine Bildungen, welche im Zelleibe in längsparallelen Chondriomitenreihen dicht aneinander angehäuft sind. Die Verteilung der Chondriosomen ist ziemlich gleichmässig im ganzen Zelleibe, wie in den Darmepithelzellen des nüchternen Hundes.

Kaninchen. Beim Kaninchen sind die Chondriosomen in Darmepithelzellen, wie beim Hunde, viel gröbere Bildungen als beim Menschen. Das Verhalten in verschiedenen Verdauungszuständen und die innere Architektur ist wie beim Hunde, so dass es unnötig ist die Beschreibung zu wiederholen.

Dickdarm.

Hund (Fig. 38). Wie die Dünndarmschleimhaut ist auch die Dickdarmschleimhaut beim Hunde mächtig entwickelt. Die Lieberkühnschen Crypten sind lang, mit geradem Verlauf, und deren Lumen ist meistenteils offen, im Gegensatz zu den Dünndarmcrypten, welche geschlossen sind. Zotten fehlen im Dickdarm. Die Epithelzellen in den Dickdarmcrypten sind ebensogut entwickelt wie auf den Dünndarmzotten und zeigen nicht den rudimentären Charakter der Darmepithelzellen in den Dünndarmcrypten. Auch die Verteilung der verschiedenen Zellformen unterscheidet sich in den Dickdarmcrypten nicht viel von denjenigen auf den Dünndarmzotten. Becherzellen kommen in den Dickdarmcrypten zahlreich vor, sogar in den niedrigsten Teilen derselben. Die Schleimbecher sind meistenteils von beträchtlicher Grösse.

Die Chondriosomenstruktur in den Cryptenepithelzellen des Dickdarmes (Fig. 38) ist dieselbe wie in den Zottenepithelzellen des Dünndarmes und bietet ähnliche Variationen in ihrem Aussehen dar, wie im Dünndarm. In den Dickdarmepithelzellen des nüchternen Hundes sind die Chondriosomen gleichmässig im Zelleibe verteilt und vermehren sich während der Verdauungsarbeit an Zahl und Grösse. Dieselben Strukturverhältnisse wie in den Dünndarmepithelien, wie die dichotomische Teilung in spitzem Winkel, die Anastomisierung der Chondriomitenreihen, die Ringbildung usw. werden auch hier beobachtet.

Literatur über die Binnenstruktur der typischen Darmepithelzellen.

In den Darmepithelzellen haben viele Forscher eine Längsfaserung beobachtet. So sagt Klein (1879) über diesen Gegenstand: „Bei Menschen, Hund, Katze, Kaninchen, Schwein und anderen Tieren ist das Protoplasma des Darmepithels längs-

gestreift und besteht nicht einfach aus Körnchen. Diese Längsstreifung ist der Ausdruck von Fibrillen, welche parallel mit der Längsachse der Zelle verlaufen. Horizontal verlaufende Fibrillen verbinden die längsverlaufenden zu einem Netzwerk. Also, es besteht die Zellsubstanz aus einem Netzwerk von Fibrillen — intracelluläres Netzwerk — von denen die grössere Anzahl vorwiegend längs verläuft. Die Körnchen, welche man zu sehen glaubt, sind Querschnitte (event. optische Q.) der Fibrillen" [Aus Oppel (1897)].

Altmann (1894) bildet in Elementenorganismen (II. Aufl. Taf. 12) Strukturbilder vom Frosch- und Katzendarm ab, welche grosse Ähnlichkeit mit den meinigen aufweisen. Altmann fand die Darmepithelzellen dicht mit Granulis und vegetativen Fädchen angefüllt. Im Katzendarm hatten die Bioblasten die Form kurzer Stäbchen, welche in Reihen parallel mit der Hauptachse der Zelle angeordnet waren. Die Bioblasten kamen in allen Teilen der Zelle vor, mit Ausnahme eines kleinen Feldes unterhalb des Stäbchensaumes, wo in den Abbildungen Altmanns keine Granulabildungen zu sehen sind. Einige Bioblasten teilen sich in spitzem Winkel. Im Froschdarm waren Bioblasten von granulärer Form in den Zellen dicht angehäuft. In den Becherzellen finden sich Körner in der basalen Abteilung der Zelle, nicht aber im Schleimbecher selbst. Altmann teilt nicht mit, welchem Tätigkeitszustand seine Strukturbilder entnommen sind.

Benda (1901) identifiziert die Altmannschen Bioblasten in Darmepithelzellen mit seinen Mitochondrien.

M. Heidenhain (1907) charakterisiert die von Altmann in Darmepithelzellen beschriebenen Granulabildungen als „genuine Plasmamikrosomen", welche nach ihm „diejenigen färbbaren kleinsten Körperchen des Protoplasmas, welche nachweislich Teile der bekannten primären Fädchenstrukturen, Teile des sog. Cytomitoms sind und als verdichtete Stellen desselben sich darstellen" (S. 476). Später (1911) äussert sich

M. Heidenhain vorsichtiger über diesen Gegenstand. Im Schlusse seiner Arbeit scheint er sogar die wahre Existenz der Altmannschen Bioblasten — Bendaschen Mitochondrien — und der genuinen Plasmamikrosomen, welche von Heidenhain als identische Bildungen bezeichnet worden sind, in den Darmepithelzellen zu bezweifeln: „Jedoch will ich nicht verfehlen hinzuzufügen, dass die Deutung der in Rede stehenden intrafilaren Plasmamikrosomen vom Typus derjenigen in den Darmepithelzellen mir wieder zweifelhaft geworden ist, nachdem ich mich davon überzeugt zu haben glaube, dass die sehr ähnlichen Mikrosomen der Nierenstäbchen mehr Artefakt als Natur sind“ (1911, S. 1097).

M. Heidenhain (1899, siehe auch 1911) konnte bemerkenswerte Strukturverhältnisse in den Darmepithelzellen von einigen Amphibien (bes. Frosch) in Macerationspräparaten mit Salizylsäure zum Vorschein bringen. Er fand nämlich, dass die längsverlaufenden Cytomitomfibrillen einen nicht vollkommen längenparallelen Verlauf haben, sondern charakteristische Abweichungen von diesem zeigen. Oft fand er, dass die einzelnen Fibrillen gegen einen Punkt an der Seite des Kernes konvergierten, so dass die Fibrillen einen Faserkegel darstellten mit der Base im Zellkopfe und der Spitze an der Seite des Kernes. Der Kern liegt einerseits der äusseren Zellwand direkt an, und wird im übrigen von den Fibrillen bedeckt. „Dadurch erhält die Darmepithelzelle eine seitliche Symmetrie, welche von derselben Art ist, wie diejenige der Flimmerepithelzelle“ (1911, S. 1013).

Die von Heidenhain beobachteten Strukturbilder waren sehr verschieden, darauf beruhend, von welcher Seite her man die Zelle betrachtete. Heidenhain fand u. a. merkwürdige Strukturbilder von sehr wechselndem Aussehen, welche dadurch zustande kamen, dass die Fibrillen um die Hauptachse der Zelle torquiert waren. Oberhalb und unterhalb des Kernes

fanden sich oft keine Fibrillen, sondern erschienen diese Teile des Zellkörpers oft als „strukturleer".

Ebenso beschrieb M. Heidenhain in derselben Veröffentlichung (1899) bei Amphibien eigentümliche Bildungen in den Darmepithelzellen, welche bei den verschiedenen Arten ein verschiedenes Aussehen hatten. Heidenhain konnte sie mit E-H und mit basischen (Toluidinblau), nicht aber mit sauren Farbstoffen zum Vorschein bringen. Sie kamen nur im supranucleären Teile der Zelle vor. Beim Frosch hatten sie die Form von Klumpen oder quer- oder schräggestellten Balkenfiguren und kamen nur in einigen Zellen vor. Bei Triton kamen sie in allen Zellen ohne Ausnahme in der Form von zwei kleineren Massen 1. unterhalb des Stäbchensaumes und 2. in der Nähe des Kernes vor. Bei der Salamanderlarve kamen sie als grobe Klumpen vor, die mit Eisenhämatoxylin dunkel gefärbt wurden und eine fädige Textur hatten.

Heidenhain bezeichnet diese Bildungen als analoge Bildungen mit den Basalfilamenten der Speicheldrüsen und anderer Zellformen (1899 und noch 1907), später aber (1911, S. 1016 u. a.) vermutet er, dass es sich hier um „stehengebliebene Kontraktionswellen" handle.

Analoge Bildungen mit den Basalfilamenten hat Prenant (1904) in den Darmepithelzellen von Distomum hepaticum L. beschrieben und zwar in den basalen Teilen der Zellen, als längsverlaufende Stränge und Balken, welche stark mit vielen Farbstoffen (u. a. mit Eisenhämatoxylin) gefärbt wurden.

Goldschmidt (1904) fand in den Darmepithelzellen von Ascaris ein System in der ganzen Zelle längsverlaufender Stränge und Balken, welche durcheinander mit Queranastomosen verbunden waren. Das Fädchensystem bildet nach Goldschmidt den Chromidialapparat der Darmepithelzelle und ist mit Bendas Chondriomitom identisch. Der Chromidialapparat zeigte in verschiedenen Funktionsstadien bemerkens-

werte Verschiedenheiten. In lebhaft funktionierenden Zellen bildet das Fädchensystem ein Netzwerk, welches im Zellkopfe unterhalb des Stäbchensaumes am stärksten entwickelt ist, während sich die Chromidien in weniger lebhaft funktionierenden oder ruhenden Zellen in der Form eines unregelmässigen Netzwerkes von Strängen und Balken in den centralen Teilen der Zelle in der Nähe des Kernes versammeln.

Asher (1908) hat mit der Altmannschen Methode Granula in den Darmepithelzellen von Säugetieren, besonders der Ratte, in verschiedenen funktionellen Zuständen untersucht. Er fand dabei beim Hungertier dichte Erfüllung der Zottenepithelzellen mit Altmannschen Granulis; beim gefütterten Tiere dagegen waren sie spärlicher vorhanden. Die Abnahme der Granula geschah bei der Ratte bald lumenwärts, bald basalwärts. Die Deutung der beobachteten Strukturbilder war schwer, und Asher konnte nicht endgültig entscheiden, ob sie im Zusammenhang mit der Sekretion oder mit der Resorption standen.

Arnold, welcher viel auch mit den in Magen- und Darmepithelzellen vorkommenden Bildungen sowohl am überlebenden als auch am konservierten Objekt gearbeitet hat, hat neuerdings (1911) eine Zusammenfassung von seinen Ergebnissen geliefert. Arnold hat granuläre und filare Bildungen sowohl durch Behandlung nicht fixierter Darmepithelzellen mit Jodkalilösungen und verdünnten Osmiumgemischen als durch vitale Färbung namentlich mit Neutralrot zum Vorschein gebracht. „Die Lagerung der Neutralrot-Granula in der Zelle, ihre reihenförmige Aufstellung und ihre Beziehung zu Fäden, welch' letztere namentlich an isolierten Zellen zur Wahrnehmung gelangt, ist in den früheren Mitteilungen ausführlich beschrieben und die Ähnlichkeit der Bilder mit denjenigen an Altmannpräparaten hervorgehoben worden" (S. 364). Auch an konservierten und gefärbten Präparaten hat Arnold gleich-

falls Körner und Fädchen beobachtet, deren Aussehen und Anordnung mit denselben bei vital gefärbten Objekten übereinstimmte. Die Grösse der Körner und Stäbchen wechselte mit den Funktionszuständen, die Grundformen blieben aber immer dieselben. Nach Arnold sollen sich durch Anwendung einer geeigneten Technik die Cytomitomfibrillen in Granula auflösen, welche sowohl mit den Altmannschen Bioblasten als auch mit den Bendaschen Mitochondrien identisch sein sollen.

Durch Färbung im Sublimat gehärteter Objekte mit Kristallviolett erhielt Arnold im Zellkopfe unter dem Stäbchensaume eine starke violette Färbung, die nach Arnold dadurch zustande kommen soll, dass hier allerkleinste Granula in dichter Anhäufung vorkommen sollen. In anderen Zellen erhielt er nur eine feine Bestäubung oder eine Längsstreifung (S. 355 Meerschweinchen).

Untersuchungen über Chondriosomen in Darmepithelzellen sind von Champy (1909, 1911) und Policard (1910) veröffentlicht worden.

Champy (1909) untersuchte Darmepithelzellen bei Amphibien, Reptilien und einigen Säugern. Bei Bombinator igneus fand Champy an den beiden Enden der Zellen ein System von Fäden. Einige Fäden durchliefen die ganze Zelle, waren aber in den mittleren Partien wenig färbbar. Diejenigen Fäden, welche im oberen Teile der Zelle unter dem Stäbchensaum verliefen, endeten gewöhnlicherweise in jenem Teile, der dem Kerne näher lag, mit einer knospenartigen Anschwellung, die sich oft vom Zusammenhang mit dem Fädchen befreite, um ein Granulum zu bilden, dessen Diameter grösser war als der Querschnitt des Fädchens. Bei den Säugern fand Champy die Fädchen sehr fein und wenig färbbar, so dass er sich keine bestimmte Vorstellung von der Anordnung und dem Schicksal derselben bilden konnte. Champy identifiziert die von ihm beschriebenen Fädchen mit den Mitochondrien und findet, dass

ihre bemerkenswerteste Eigenschaft die Bildung von Granulis im Innern der Zelle ist. Die Granulabildung findet hauptsächlich während der Resorption statt. Daraus schliesst Champy, dass die Granulabildung aus den Chondriosomen ein Ausdruck der resorptiven Arbeit ist, und dass die Resorption in der Darmepithelzelle in ähnlicher Weise vor sich geht, wie die Sekretion in den serösen Drüsenzellen, in denen die Vorstufe des serösen Sekretes, die Sekretgranula, von den Chondriosomen gebildet werden. Von der von Champy angewendeten Technik ist schon im technischen Abschnitt die Rede gewesen. Die Untersuchungen Champys berühren die meinigen nahe. Leider sind die von ihm gewonnenen Ergebnisse den meinigen entgegengesetzt, wie aus dem Obigen hervorgeht.

Policard (1910), dessen Artikel durch die erste Arbeit von Champy (1909) veranlasst worden ist, fand in Darmepithelzellen von hungernden Fröschen im supranucleären Teile der Zelle dem Lumen am nächsten, in einem Viertel oder Drittel der Zelle parallel miteinander und mit der Hauptachse der Zelle verlaufende fädchenförmige Bildungen, die er zu den Mitochondrien zählte. Während der Digestionstätigkeit beobachtete Policard, dass die eben unter dem Stäbchensaume gelegenen Fädchen in kleine Granula zerfielen. Nach längerer Verdauung war das Zerfallen der Mitochondriafädchen so weit vorgeschritten, dass Mitochondrien nur in den centralen Teilen der Zellen, nicht aber im Zellkopfe zu finden waren. Nach Policard handelt es sich um eine Fragmentierung der Mitochondriafäden, nicht wie bei Champy, um eine wahre Sekretgranulabildung.

Die mutmassliche Bedeutung der Chondriosomen in den Darmepithelzellen und in den Magenoberflächenepithelzellen.

Wenn es gilt die Bedeutung der Chondriosomen in den durch eine äussere Grenzmembran in der Form des Stäbchen-

saumes oder einer strukturlosen Cuticula anatomisch charakterisierten Darmepithelzellen zu bestimmen, muss die Rolle dieser Zellen als Resorptionsorgane für die aus dem Lumen des Magen-Darmkanals zu resorbierenden Stoffe in Betracht genommen werden. Diese Zellen sind es, welche in der Darmschleimhaut die resorptive Funktion ausführen, denn die anderen in der Darmschleimhaut vorkommenden Epithelzellen, die Becherzellen und die Panethschen Granulazellen, dienen als Drüsenzellen. Die Resorption in der Magenschleimhaut vermitteln die Magenoberflächenepithelzellen, denn diese Zellen sind die einzigen, welchen diese Funktion zugeschrieben werden kann, die anderen Epithelzellformen in der Magenschleimhaut sind alle spezifische Drüsenzellen. Die anatomisch verschieden gebauten Darm- und Magenoberflächenepithelzellen haben also eine grosse physiologische Funktion, die Resorption, gemeinsam.

Mit der resorptiven Tätigkeit dieser Zellen ist ihre Funktion jedoch nicht erschöpft. Ausser derselben haben beide eine sekretorische Rolle, indem sie Sekrete verschiedener Art absondern. Was zuerst die mit äusserer Begrenzung versehenen Darmepithelzellen betrifft, so ist es leicht einzusehen, dass sie den grössten Teil des Darmsaftes mit dessen Enzymen von verschiedener physiologischer Wirkung: Erepsin, Enterokinase, Sekretin, Lipase usw., welche durch bestimmte biologische Eigenschaften charakterisiert sind, absondern. Denn von den im Darmlumen vorkommenden Zellen kommen eigentlich nur die Panethschen Drüsenzellen als Enzymbildner in Frage, die Becherzellen sondern Schleim ab, der möglicherweise auch ein wenig Enzyme enthalten kann; doch ist das Enzymbildungsvermögen dieser Zellen von geringerer Bedeutung. Die Panethschen Zellen kommen bei allen Arten nicht vor, z. B. nicht beim Hunde, in dessen Darmschleimhaut nur zwei Hauptformen von Zellen vorkommen, nämlich die Zellen mit Grenzmembran und

die Becherzellen, und bei solchen Arten können natürlich die Panethschen Zellen als Enzymbildner nicht in Betracht ge- Mensch und das Kaninchen, Panethsche Zellen besitzen, nommen werden. Aber auch bei den Arten, welche, wie der kann die Bedeutung dieser Zellen als Absonderungsorgane für den Darmsaft nicht hoch geschätzt werden. Dazu ist ihre Zahl zu klein. Sie kommen nur als vereinzelte Zellgruppen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten vor, und zwar meistenteils nur in einem beschränkten Teile des Darmrohres, dem Dünndarm. Die sekretorische Funktion der Magenoberflächenepithelzellen tritt schon morphologisch zum Vorschein. In diesen Zellen können zwei Teile unterschieden werden: eine dem Lumen am nächsten gelegene Abteilung, nach Oppel das Oberende genannt, und ein basaler „protoplasmatischer" Teil. Das Oberende sondert, wie zahlreiche ältere und neuere Forscher gezeigt haben, ein schleimhaltiges Sekret ab.

Die moderne Auffassung von den Digestions- und Resorptionsvorgängen schreibt den resorbierenden Zellelementen eine grosse aktive Rolle zu. Die alte Lehre ist schon lange verlassen, nach der die Zellen des Magen-Darmkanals nur als Durchgangsstätte für die von den Verdauungssäften abgespaltenen Stoffe dienen sollten, von denen im Innern des Organismus jenseits des Darmkanals die körpereigenen Stoffe aufgebaut wurden.

Nach der modernen Auffassung hat die Verdauung den Zweck die Nahrungsstoffe zu indifferenten Produkten abzubauen, und nicht einzig, wie man früher meinte, in lösliche Form zu verwandeln (Abderhalden 1912). Der Abbau geschieht sowohl im Lumen des Darmkanals durch die Einwirkung der Verdauungsenzyme als innerhalb der Epithelzellen des Verdauungsrohres.

Von den Spaltungsprodukten, den Aminosäuren, Ammoniakbasen, Monosacchariden, Seifen, Alkoholen usw., werden zum Teil schon innerhalb der resorptiven Zellen des Magen-Darm-

kanals durch synthetische Prozesse komplizierte Stoffe aufgebaut. Die näheren Details interessieren uns hier nicht. Es genügt für unseren Zweck festzustellen, dass man durch die Untersuchungen der letzten Zeit dazu gekommen ist, weitgehende synthetische Fähigkeiten den resorbierenden Zellen zuzuschreiben.

Die Nahrungsstoffe werden, ehe sie mit dem Organismus einverleibt werden, von artfremden, giftig wirkenden Stoffen zu arteigenen solchen umgebildet. Der Umbau geschieht zum grossen Teil in den resorbierenden Zellen des Magen-Darmkanals, d. h. in den mit Grenzsaum versehenen Darmepithelzellen und in den Magenoberflächenepithelzellen. Zu diesen Schlüssen von den in den resorbierenden Zellformen vor sich gehenden synthetischen Prozessen ist man auf verschiedenen Wegen gekommen. Einmal durch die Untersuchungen von der Spaltung verschiedener Nahrungsmittel durch Einwirkung der Verdauungssäfte, ferner durch die Analysen der Bestandteile des Pfortaderblutes, in dem man weitgehende Spaltungsprodukte der Nahrungsstoffe, wie Aminosäuren, nicht in grösseren Mengen hat wiederfinden können, und schliesslich durch Versuche unter Umgehung des Verdauungsapparates artfremde Stoffe in den Körper einzuführen. Führt man einem Tiere parenteral in den Körper Eiweissstoffe, wie Serum eines anderen Tieres oder sogar Abbauprodukte eines artfremden Proteinstoffes, wie hochmolekuläre Peptone, ein, entstehen, auch wenn die eingeführten Stoffe an sich nicht toxische Wirkungen haben, das erste Mal keine Vergiftungszeichen. Allein nach einer mehrmaligen Einspritzung des artfremden Stoffes entstehen die lebensgefährlichen anaphylaktischen Erscheinungen. Abderhalden (1912) hat durch Tierversuche nachgewiesen, dass nach einer parenteralen Einführung von körperfremdem Eiweiss das Blutserum des Versuchstieres das Vermögen erhält die fremden Stoffe zu spalten, was durch Versuche in vitro gezeigt wurde. Das Serum des

Versuchstieres spaltete das fremde Eiweiss zu niederen Produkten ab, während das Blut eines normal ernährten Tieres dieses Vermögen nicht besass. Von den Zellen des Versuchstieres sind Fermente abgesondert worden, die in gewöhnlichen Fällen nicht vorhanden sind, weil durch die Verdauung der spezifische Artcharakter der Nahrungsstoffe zerstört wird, und die intakte Schleimhaut des Magen-Darmkanals den Übergang von artfremden Stoffen in den Organismus verhindert. Um diese für das gesunde Leben des Organismus hochwichtige Schutzwirkung ausüben zu können, müssen die resorbierenden Zellen mit enzymabsondernden und synthetisierenden Fähigkeiten ausgerüstet sein.

Es sei an dieser Stelle daran erinnert, dass R. Heidenhain schon lange vorher (1888) die Rückverwandlung der Eiweissstoffe in den Darmepithelzellen zu nativen Stoffen in scharfsinniger Weise gegenüber der älteren Theorie von Hofmeister, nach der die Leucocyten der Darmwand diese Rückverwandlung vermitteln sollten, verteidigte. In seiner Beweisführung kommt Heidenhain zu folgendem Passus: „Da nun aber das Blut kein Pepton enthält, und da die Blutbahnen dicht an die Epithellage stossen, ist man darauf hingewiesen, schon in dieser Schicht die Stätte für die Rückverwandlung der Peptone in die Eiweisskörper zu suchen" (S. 75).

Um auf unser eigentliches Thema von der mutmasslichen Bedeutung der Chondriosomen in den resorbierenden Zellen des Magen-Darmkanals zurückzugehen, so will ich erst das Verhalten derselben in diesen Zellen mit demjenigen in den Drüsenzellen des Verdauungsapparates in verschiedenen Funktionsstadien vergleichen. Ich kann dieses um so mehr tun, da ich ja selbst die sezernierenden Zellen des Verdauungstractus parallel mit den resorbierenden Zellen untersucht habe.

In der Darmschleimhaut des Hundes kommt, wie schon mehrmals betont worden, ausser den mit äusserer Begrenzung

ausgestatteten Zellformen eigentlich nur noch ein anderer Zelltypus, die Becherzellen, vor. Der Schleimbecher enthält keine Chondriosomen, und auch in dem basalen „protoplasmatischen" Zellteile sind die Chondriosomen viel spärlicher an Zahl als im Körper der gewöhnlichen Darmepithelzellen. Wenn der Schleimbecher sehr gross ist, kommen in dem basalen Zellteile nur noch einzige Chondriosomen vor (Fig. 39). Beim Menschen und Kaninchen, welche Arten Panethsche Körnchenzellen besitzen, konnte ausserdem das Verhalten der Chondriosomen in diesen Zellen mit denselben in den Darmoberflächenepithelzellen verglichen werden. In den Panethschen Zellen ist die Zahl der Chondriosomen am grössten, wenn die Sekretion gering ist, und nimmt in Stadien von intensiver Sekretbildung ab. Vergleicht man in einer Panethschen Zelle die Zahl der in dem basalen sekretgranulafreien Zellteile vorkommenden Chondriosomen mit der Chondriosomenmenge in den gewöhnlichen Darmepithelzellen, ergibt es sich auch hier, dass die Chondriosomen in den Panethschen Zellen spärlicher sind als in den ordinären Darmepithelzellen (Fig. 31, vgl. die nebeneinander stehenden zwei Zellformen. Auch in Fig. 29 kommt dieses, jedoch weniger deutlich, zum Vorschein).

In den Hauptzellen der Fundusdrüsen ist eine kontinuierliche Abnahme von Chondriosomen während der Verdauungsarbeit festgestellt worden, was schon frühere Forscher in anderen serösen Drüsenzellen beobachtet haben. Die Chondriosomen nehmen in diesen Zellen während der Sekretion kontinuierlich ab, so dass zuletzt nur kleine Reste in der Zellbase zurückbleiben. Dasselbe Verhalten der Chondriosomen wurde auch in den Belegzellen der Fundusdrüsen beobachtet, sowie in den Ösophagusdrüsenzellen des Hundes. Als charakteristisch für die anderen Drüsenzellen des Verdauungsapparates konnte festgestellt werden, dass in denselben während lebhafter Funktion eine Abnahme von Chondriosomensubstanz stattfindet.

In Darmoberflächenepithelzellen mit Grenzmembran sind die Chondriosomen im Ruhestadium reichlich, und wenn man von dem kleinen chondriosomenfreien Felde unterhalb des Stäbchensaumes und den chondriosomenarmen Stellen beiderseits des Kernes absieht, im ganzen übrigen Zelleibe vorhanden und ziemlich gleichmässig verteilt (Figg. 36 und 42). Werden die Darmoberflächenepithelzellen einige Zeit nach eingenommener Nahrung untersucht, so fällt es auf, dass die Masse der Chondriosomensubstanz beträchtlich zugenommen hat und zwar am meisten in dem dem Lumen am nächsten gelegenen Zelloberteile (Figg. 37 und 43). Die Vermehrung hat durch eine Volumenzunahme der einzelnen Chondriosomen sowie durch eine Vergrösserung der Zahl derselben stattgefunden.

In den Magenoberflächenepithelzellen konnte dasselbe beobachtet werden. In diesen Zellen kommen Chondriosomen nur im basalen Teile der Zelle vor, die Oberenden enthalten solche Gebilde nicht. Schon eine Stunde nach der Mahlzeit kann die Zunahme von Chondriosomensubstanz im supranucleären Zellteile am meisten an der Grenze zwischen dem Oberende und der basalen Abteilung wahrgenommen werden (Figg. 17, Mensch, Ruhestadium, und 18, Kaninchen, eine Stunde nach Fütterung), und wird nach länger dauernder Tätigkeit ausgeprägter (Fig. 19). Die Zunahme der Chondriosomensubstanz kommt in den Magenepithelzellen in derselben Weise wie in den Darmepithelzellen zustande, nämlich durch Volumenvergrösserung und Zahlvermehrung der Chondriosomen (vgl. Figg. 17 und 19, welche die Zahlvergrösserung veranschaulichen; die Volumenzunahme ist schwer in einer Zeichnung zum Vorschein zu bringen wegen der Kleinheit und der dichten Anhäufung der Chondriosomen auch in möglichst dünnen Schnitten).

Die Chondriosomen in den Magen- und Darmoberflächenepithelzellen verhalten sich also ganz entgegengesetzt zu denselben in lebhaft funktionierenden Drüsenzellen, indem in diesen

eine Abnahme, in jenen eine Zunahme während der Tätigkeit stattfindet. Auch dadurch zeigen die resorbierenden Zellformen ein verschiedenes Verhalten zu den Drüsenzellen, dass in den letzteren die Zellbase die grösste Anhäufung von Chondriosomen enthält, in den Magen- und Darmepithelzellen dagegen während der Resorptionsarbeit die Vermehrung der Chondriosomen im Zelloberteile, dem Lumen am nächsten, stattfindet. Dazu kommt noch, dass, wie allgemein beobachtet worden, in lebhaft funktionierenden Drüsenzellen die Zellbase eine starke Affinität zu Farbstoffen besitzt, und dass einige Forscher, unter anderem Arnold, eine starke Färbbarkeit im Kopfteile der Darmoberflächenepithelzellen beobachtet haben.

Ebenso wie die Abnahme der Chondriosomen in den Drüsenzellen verschiedener Art als ein Zeichen für die Beteiligung derselben in der Sekretion aufgefasst worden ist, und demgemäss die cyclischen Variationen der Chondriosomen zu den Funktionsstrukturen der Drüsenzellen gehören, ist die Vermehrung der Chondriosomen in den resorbierenden Zellformen des Magen-Darmkanals während der Tätigkeit in Zusammenhang mit den in diesen Zellen vor sich gehenden Prozessen, die zur Resorptionsarbeit gehören, zu stellen. Die starke Färbbarkeit des Basalteiles der lebhaft funktionierenden Drüsenzellen ist ein Zeichen davon, dass dieser Teil der Zelle der Sitz lebhafter Stoffwechselvorgänge ist. Wie in den Basen der Drüsenzellen hängt die starke Färbbarkeit im Kopfteile der Darmepithelzellen mit den in demselben vor sich gehenden Stoffumsetzungen zusammen.

Wenn man von den immer vorhandenen Wechselbeziehungen der inneren Sekretion zwischen den Zellen des Organismus absieht, kann die Art der Tätigkeit der Drüsenzellen folgendermassen charakterisiert werden.

Die Drüsenzellen nehmen die Stoffe, die sie als Baumaterial für ihre synthetischen Prozesse benutzen, vom Innern

des Körpers durch die basalen Zellteile auf und sezernieren die spezifischen Produkte ihrer Tätigkeit ins Lumen. Auch die resorbierenden Zellen stehen in Stoffwechselaustausch mit dem übrigen Organismus und können ohne stetigen Kontakt mit den Säften des Körpers nicht leben und ihre für das Individuum lebenswichtigen Funktionen ausüben.

Ausserdem haben die resorbierenden Zellen, gemäss ihrer Funktion, die Aufgabe von dem Lumen des Magen-Darmkanals in dieselben eingekommene Stoffe aufzunehmen und durch Tätigkeit ihrer lebenden Substanz in arteigene Stoffe umzuwandeln. Sie nehmen sowohl an den basalen als an den äusseren am Lumen gelegenen Flächen Stoffe ab, und unterscheiden sich dadurch wesentlich von den Drüsenzellen. Auch in einer anderen Meinung sind die resorbierenden Zellen bipolar, im Gegensatz zu den Drüsenzellen, welche unipolar sind. In den basalen Abteilungen der resorbierenden Zellen werden die aufgenommenen und in denselben durch die aktiven Vorgänge — Abbau und Synthese — eventuell veränderten Verdauungsstoffe dem Innern des Körpers überliefert; in dem äusseren, am Lumen gelegenen Abschnitt sondern die Magen- und Darmoberflächenzellen, ganz wie diejenigen Zellen, deren spezifische Funktion eine sekretorische ist, Sekrete ins Lumen ab.

Gemäss diesen mannigfaltigen Funktionen ist die lebendige Masse der resorbierenden Zellen differenziert. In diesen Zellen kommen die Chondriosomen als wichtige Konstituenten vor, nicht etwa als Elaborate der Tätigkeit der lebendigen Substanz, sondern als präformierte Teile der vitalen Substanz selbst. Gemäss dieser Auffassung ist den Chondriosomen in den Magen- und Darmoberflächenepithelzellen eine wichtige Funktion in den Lebensäusserungen dieser Zellen zuzuschreiben. Mehrere Beobachtungen über die biologische Bedeutung der Chondriosomen haben ergeben, dass diese Bildungen in den vegetativen Funktionen, wie in der Sekretbildung, und in den histogeneti-

schen Prozessen, wie in der Myo-Bindegewebs-Neurofibrillengenese eine grosse Rolle spielen.

Nach bisher durch Untersuchungen anderer Objekte gewonnenen Ergebnissen über die biologische Bedeutung der Chondriosomen im Zelleben, ist wahrscheinlich gemacht worden, dass diese Zelleinschlüsse auch in den resorbierenden Zellformen und zwar in der wichtigsten Funktion derselben, der Resorption, eine bedeutende Aufgabe haben. Es ist aber schwer nur auf Grund morphologischer Untersuchungen den Anteil der Chondriosomen an den mit der Resorptionsarbeit zusammenhängenden auf- und abbauenden biologischen Prozessen zu bestimmen. Für die Cytologie sind diejenigen Zellformen die günstigsten Untersuchungsobjekte, in denen die Funktion in der Bildung morphologisch nachweisbarer Strukturen resultiert. Von den Zellformen des Verdauungsapparates war dies der Fall mit den Hauptzellen der Fundusdrüsen, in denen man der Sekretgranulabildung durch die Tätigkeit der Chondriosomen Schritt für Schritt folgen konnte. In den meisten Fällen aber sind die Produkte der Zellarbeit nicht morphologisch nachweisbar, weshalb auch die morphologische Untersuchung oft weniger erleuchtend wird. Aber auch in solchen Fällen können aus den Strukturbildern in betreff der Funktion Schlüsse gezogen werden. Wenn in den Belegzellen der sich in Ruhe befindenen Fundusdrüsen die Zelleiber dicht mit Chondriosomen angefüllt sind, die während der Sekretion massenhaft zugrunde gehen, so ist das ein unzweideutiger Beweis für die grosse Rolle der Chondriosomen in den Sekretionserscheinungen dieser Zellen. Die Chondriosomen der resorbierenden Zellen verhalten sich, wie schon hervorgehoben, ganz entgegengesetzt zu denjenigen der Drüsenzellen, indem in den Magen- und Darmoberflächenepithelzellen die Masse der Chondriosomensubstanz während der Resorptionsarbeit eine erhebliche Vermehrung erfährt. Dies ist erstens ein Zeichen davon, dass in den Chondrio-

somen der tätigen Magen- und Darmoberflächenepithelzellen lebhafte Stoffwechselvorgänge stattfinden, die zu einer Neubildung der Chondriosomensubstanz führen. Aber noch mehr. Die Tatsache, dass die Vermehrung der Chondriosomen in denjenigen Teilen der resorbierenden Zellformen, die dem Lumen am nächsten liegen, vor sich geht, nämlich unterhalb des Stäbchensaumes in den Darmepithelzellen und an der Grenze zwischen dem chondriosomenfreien Oberende und der unteren Chondriosomen enthaltenden basalen Zellabteilung, spricht für die Auffassung, dass die Chondriosomen zu ihren synthetischen Prozessen Stoffe benutzen, die von aussen, aus dem Lumen des Magen-Darmrohres kommen. Dadurch erhält die eben für die resorbierenden Zellarten eigentümliche Lokalisation sowie die Vermehrung der Chondriosomen in Tätigkeitszuständen ihre natürlichste Erklärung.

Nach dieser Auffassung, die ich hier zu begründen versucht habe, wäre somit die in den resorbierenden Magen- und Darmepithelzellen beobachtete Vermehrung von Chondriosomen während der Verdauungs- resp. Resorptionsarbeit als ein morphologisch nachweisbares Zeichen für die in diesen Zellen vor sich gehenden in Zusammenhang mit der Resorption stehenden synthetischen Prozesse und für die grosse Bedeutung der Chondriosomen in dieser Funktion, die die resorbierenden Zellen gemäss ihrer Differenzierung ausüben.

Die Auffassung von der Bedeutung der Chondriosomen in den Magen- und Darmoberflächenepithelzellen, zu der ich gekommen bin, stimmt in der Hauptsache mit derjenigen überein, die Arnold durch seine während vieler Jahre fortgesetzten Untersuchungen an demselben Untersuchungsobjekt, den resorbierenden Zellen des Verdauungsapparates an lebenden und überlebenden oder intravital gefärbten Organen gewonnen hat: „Die Fadenkörner dienen der Resorption, Assimilation, Synthese und Aufspeicherung, sie erfahren aber auch bei den

mit der Verdauung verbundenen Sekretionsvorgängen Veränderungen" (1911, S. 371). Was die erste Hälfte des Citates betrifft, kann ich Arnold vollständig zustimmen. Auch steht diese Schlussfolgerung in Übereinstimmung mit der von vielen Forschern den Chondriosomen zugeschriebenen allgemeinen biologischen Rolle als Stoffwechselorganellen: L. und R. Zoja für die Plastidulen — Altmanns Bioblasten — unsere Chondriosomen (1891, S. 351), M. Heidenhain (1907, 1911), Duesburg (1911) u. a. m. und ebenso mit der Theorie von Regaud (1911)[1].

Anhang a). Darmepithelzellen, die Granula unbekannter Natur enthalten.

Im Darmepithel sind von verschiedenen Forschern, Nicolas (1891), Kultschitzky (1897), Möller (1899), Bloch (1903) u. a. m. Zellen besonderer Art beschrieben worden. Diese Zellen sollen sich von den gewöhnlichen Darmepithelzellen dadurch unterscheiden, dass sie Granula enthalten, die kleiner sind, als die Panethschen Granula. (Im Abschnitt XI sind schon einige Strukturverhältnisse in Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Crypten, die nicht Panethsche Zellen sind, behandelt worden.)

Nicolas (1891) fand in den niedersten Teilen der Lieberkühnschen Crypten spärlich, aber regelmässig vorkommende flaschenförmige Zellen, deren Protoplasma mit allerkleinsten Granulis erfüllt war (Nicolas, Fig. 40).

[1]) Die Auffassung von der Chondriosomensubstanz als Träger wichtiger Stoffwechselfunktionen erhält eine bedeutende Stütze durch die Tatsache, dass die Chloroplasten der grünen Pflanzen Chondriosomenderivate sind, wie aus mehreren Untersuchungen [Lewitzky (1910), Pensa (1910), Guilliermond (1911), Maximow (1913)] hervorgegangen ist. In letzter Instanz haben ja alle organischen Kohlenstoffverbindungen der Tiere und grünen Pflanzen in der Chlorophyllfunktion ihre Urquelle.

Kultschitzky (1897), dessen Präparate von Waldeyer kontrolliert wurden, fand in einigen Zellen in den Lieberkühnschen Crypten des Hundes im basalen Teile der Zellen zahlreiche kleine Granula, die von sauren Farbstoffen gefärbt wurden. Sie kamen deutlich zum Vorschein, wenn man die Präparate mehrere Tage in Biondi-Heidenhains Lösung liegen liess. Nach Kultschitzky bestehen die Granula aus von aussen aufgenommenen Stoffen. Möller (1899) fand solche granulierte Zellformen spärlich bei vielen Haussäugetieren; sie kamen sowohl im Dünn- als im Dickdarm vor. Nach Möller waren die Granula einander gleich, äusserst fein, und kamen hauptsächlich im basalen Teile der Zelle vor, spärlicher auch im supranucleären Teile, und sowohl unter den Zottenepithelien als auch in den Epithelzellen der Lieberkühnschen Crypten (Möller, Taf. 9, Fig. 15). Möller stellte fest, dass die von ihm beschriebenen Zellen mit den früher von Nicolas und Kultschitzky gesehenen identisch waren, äusserte aber nichts Bestimmtes über ihre Bedeutung und glaubte nicht an Kultschitzkys Hypothese, dass die Granula von aussen resorbierte Stoffe wären.

Bloch (1903) fand Zellen mit kleinen Granulis bei Säuglingen im Dünn- und Dickdarme sowohl an den Zotten als in den Crypten und zwar in sehr variierender Zahl. „In einem einzelnen Falle fand ich sie in sehr grosser Zahl, so dass sie fast den ganzen Grund der Lieberkühnschen Drüsen bedeckten, in anderen Fällen sah ich sie nur einzeln und nur in geringer Zahl" (S. 159). Die Granula hatten die grösste Ähnlichkeit mit eosinophilen Leucocytengranulis.

Es ist zu bemerken, dass verschiedene Forscher die in Frage stehenden Granula in verschiedenen Zellformen beschrieben haben, und dass deren Vorkommen nicht immer konstant war, und noch dazu, dass das Aussehen der Granula in den Beschreibungen und nach den gelieferten Abbildungen

bedeutend wechselt. Vielleicht soll man zu diesen ephemären Granulis noch die in Ciaccios „neuer“ Zellform beschriebenen Granulabildungen zählen, von denen schon früher die Rede gewesen ist.

Die Deutung dieser wenig charakterisierten Granulazellen hat mich, wie wohl einen jeden, der an Darmepithelzellen gearbeitet hat, beschäftigt. Es wurde mir sofort klar, dass es sich nicht um spezifische, von gewöhnlichen Zellformen verschiedene Zellformen handeln könne, welche eine spezielle Aufgabe im Dienste der Sekretion oder der Resorption hätten. Eine Zeitlang hielt ich es nicht für ausgeschlossen, dass die Granula Chondriosomen oder Fragmente von solchen sein könnten. In einem menschlichen Dünndarme, der nach der Operation in Kaliumbichromat-Formol gehärtet war, fand ich in Kolster-Bendapräparaten in mehreren, aber nicht in allen Zellen, Granulabildungen, die allem Anscheine nach derselben Art waren wie die von Kultschitzky und anderen beschriebenen. Die Granula waren verschiedener Grösse und Form, meistenteils mehr oder weniger rund und grösser als die sehr kleinen Chondriosomen der menschlichen Darmepithelzellen, und kamen nur in einzelnen Zellen im Oberflächenepithel vor, und eigentümlicherweise nicht in allen Teilen, sondern sie waren in bestimmten Teilen des Präparates lokalisiert. In einigen Zellen kamen sie im supranucleären Zellteile vor, in anderen im basalen. In Darmepithelzellen dagegen, die nach Kolsters Methode I oder II behandelt wurden, habe ich solche Granula nicht beobachtet. Daraus wird schon klar, dass es sich nicht um seröse Granula handeln kann, weil diese bei der Kolsterschen Behandlungsweise sehr gut konserviert werden. Es ist meines Erachtens nicht ausgeschlossen, dass die in Frage stehenden Granulabildungen zu den Strukturbildern gehören können, welche nicht vital präformiert sind, sondern wahrscheinlich Fixationsartefakte sind. Zu der-

selben Gruppe von Bildungen kann man wohl auch die von Champy (1911) und anderen in Darmepithelzellen beschriebenen sog. „Plasmopyrenen“ zählen. Die hier geäusserte Vermutung wird auch dadurch gestützt, dass, wie allbekannt ist, die Darmepithelzelle zu den am schwierigsten zu konservierenden histologischen Objekten gehört. Die Darmepithelzellen enthalten reichliche Mengen von Eiweissstoffen, welche bei der Fixation sich durch Quellung in Massen häufen und dadurch Granulabildungen vortäuschen können. Man muss daher bei der Beurteilung der Granulabildungen in Darmepithelzellen sehr vorsichtig sein und die Möglichkeit von Artefakten ins Auge fassen.

Anhang b). Untersuchungen an Darmepithelzellen von menschlichen Embryonen.

Ich habe Gelegenheit gehabt Darmschleimhautstücke von menschlichen Embryonen vom vierten, fünften (Länge 27 cm) und achten (Länge 40 cm) Schwangerschaftsmonate zu untersuchen, ohne dass jedoch diese Untersuchungen eigentlich etwas Neues zum Vorschein gebracht haben.

Ich kann mich über meine Untersuchungsergebnisse an diesem Objekt kurz fassen. Die embryonalen Darmepithelzellen haben ebenso wie dieselben Zellen des Adulten ein entwickeltes Chondriom. Die Chondriosomen kommen reichlich vor, sie sind sehr kleine Bildungen, meistens von granulärer Form, und zeigen in langen Zellen die Tendenz sich in Längsreihen nacheinander (Chondriomiten) anzuordnen; in Zellen ohne bestimmte Form sind sie im Zelleibe unregelmässig zerstreut. Zu bemerken ist, dass in manchen Epithelzellen jüngerer Embryonen die Chondriosomen meistens granulär sind und selten in längeren Formen erscheinen. Dies habe ich nicht nur in den Zellen der Magen-Darmwand beobachtet, sondern auch in anderen embryonalen Epithelzellen, wie z. B. in embryonalen Pancreaszellen,

in denen bei Adulten die längeren Formen überwiegen. In der Literatur finden sich Angaben, dass in den Zellen jüngerer Embryonen die Chondriosomen in Granulaform erscheinen [Rubaschkin (1910) u. a. m.]. Dieser Verfasser ist der Meinung, dass die Körnerform die ursprüngliche Erscheinungsform der Chondriosomen wäre. Diesen Schluss halte ich nicht für berechtigt. Offenbar hängt die verschiedene Erscheinungsform der Chondriosomen in den Zellen junger Embryonen davon ab, dass die embryonalen Zellen durch ihre von den Zellen der Adulten abweichenden Zusammensetzung, vor allem durch den grossen Wassergehalt technisch weniger günstig sind, indem die längeren Formen der Chondriosomen bei der Fixation leicht fragmentiert werden. Ich verweise auf die bei der Untersuchung der Stäbchenstruktur der Nierenzellen gemachten Erfahrungen.

Beim Embryo vom vierten Schwangerschaftsmonate waren die Zellen noch wenig differenziert, die Kerne gross. Die Schleimbecher waren schon vorhanden, und sog. Schleimgranula, deren wahre Existenz von vielen Forschern [u. a. von Prenant (1907)] bestritten worden ist, kommen deutlich zum Vorschein. Beim Embryo vom achten Schwangerschaftsmonate zeigte die Darmschleimhaut eine auffallend hohe Entwickelung im Vergleich zu der weniger entwickelten Magenschleimhaut. Die Zellen waren hoch differenziert und hatten einen entwickelten Stäbchensaum. Becherzellen waren reichlich vorhanden, nicht nur im Oberflächenepithel, sondern auch in den Lieberkühnschen Crypten, auch im Grunde derselben, dort, wo Panethsche Zellen bei Adulten zu finden sind. Dagegen habe ich Panethsche Zellen in der embryonalen Darmschleimhaut niemals beobachtet, wie Schmidt (1905) und Kull (1911).

XII. Becherzellen. (Figg. 36. 38 und 39.)

Wie eben bemerkt worden, werden die Becherzellen schon in frühen Stadien des Embryonallebens beobachtet. Bei Embryonen findet man im Dünndarm Becherzellen sogar tief in den Lieberkühnschen Crypten, an welchen Orten sie nicht bei Adulten vorkommen. Dagegen finden sich im Dickdarm Becherzellen sowohl bei Embryonen als bei Adulten in allen Teilen Lieberkühnscher Crypten, sogar im Grunde derselben. Im Dickdarm sind die Becherzellen also viel zahlreicher als im Dünndarm.

Die Strukturbilder von den Becherzellen zeigen uns die interessante Tatsache, dass die Schleimbecher, mögen sie gross oder klein sein, ganz und gar der Chondriosomen entbehren. Solche finden sich dagegen in übrigen Teilen der Becherzelle und haben dort dasselbe Aussehen und dieselbe Anordnung wie in gewöhnlichen Darmepithelzellen, doch ist ihre Zahl viel geringer in den Becherzellen als in Zellen mit Grenzsaum. Die Chondriosomen sind allem Anscheine nach bei der Bildung des Sekretes der Becherzellen auf irgend eine Weise beteiligt, ohne dass man auf Grund direkter Beobachtungen Näheres darüber sagen kann. So viel ist aber sicher, dass der Schleim nicht ausschliesslich ein Produkt der Tätigkeit der Chondriosomen ist. Der basale, nicht schleimenthaltende Rest der Becherzelle zeigt eine starke Affinität zu vielen Farbstoffen (auch Kristallviolett). Die starke Färbbarkeit der Basis ist nicht etwa dadurch bedingt, dass hier Chondriosomen dichter aneinander gelegen wären, weil, wie schon gesagt worden ist, die Becherzellen im Gegenteil weniger Chondriosomen enthalten als gewöhnliche Darmepithelzellen. Wahrscheinlich steht diese stärkere Farbenaffinität mit dem Vorhandensein von Substanzen, die in irgend einer Beziehung zur Funktion der Becherzellen stehen, im Zusammenhang.

Nach Atropininjektion zeigen die Becherzellen dasselbe Aussehen wie in physiologischen Funktionszuständen.

Nach Pilocarpininjektion vermindert sich die Zahl der Becherzellen bedeutend, die der sog. „schmalen" oder „dunklen" Zellen vermehrt sich dagegen. Nach Majewski (1894), Galeotti (1895), Möller (1899) u. a. m. sind diese Zellen aus Becherzellen entstanden, welche ihre Schleimbecher eben entleert haben. Diese Zellen zeichnen sich durch ihre starke Färbbarkeit aus. Die Chondriosomen haben in diesen schmalen Zellen dasselbe Aussehen wie in gewöhnlichen Darmepithelzellen, jedenfalls sind sie nicht vermehrt; die stärkere Farbenaffinität kann also nicht auf einer Chondriosomenanhäufung beruhen, auch nicht, wie Majewski behauptet, auf „Verdichtung des Protoplasmas", denn in diesem Falle müssten auch die Chondriosomen einander näher zu liegen kommen, was eben nicht der Fall ist. In Chondriosomenpräparaten der Darmschleimhaut, die so weit differenziert worden sind, dass die Chondriosomen der stark gefärbten „schmalen Zellen" sichtbar werden, was nicht immer gelingt — denn der Farbstoff haftet an diesen Zellen sehr intensiv — sind die schmalen Zellen den gewöhnlichen Darmepithelzellen so ähnlich, dass man sie voneinander nicht unterscheiden kann.

Die Chondriosomen der Becherzellen sind beim Hunde und beim Kaninchen, wie auch in gewöhnlichen Darmepithelzellen, gröber als beim Menschen.

Der basale, nicht schleimige Teil der Becherzellen hat also, was die Chondriosomen betrifft, dasselbe Aussehen wie gewöhnliche Darmepithelzellen, nur dass die Zahl der Chondriosomen kleiner ist als in jenen, während der Schleimbecher keine Chondriosomen enthält.

XIII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Nachdem ich in den verschiedenen Abschnitten über das Verhalten der Chondriosomen in den verschiedenen Zellformen der Epithelauskleidung des Verdauungsapparates berichtet habe, will ich im folgenden versuchen die einzelnen Beobachtungen zusammenzufassen und die Aufmerksamkeit auf einige Punkte zu richten, die mir einer näheren Untersuchung und Beachtung wert scheinen, weil sie ihrerseits für die Auffassung der Morphologie und Biologie der Chondriosomen von Bedeutung sein können. Die Zusammenfassung wird in dieser Reihenfolge geschehen:

1. Übersicht über die Chondriosomenstrukturen und ihre Bedeutung in den verschiedenen untersuchten Zellarten des Verdauungsapparates.

2. Einige Bemerkungen zur allgemeinen Morphologie der Chondriosomen.

3. Schlussbemerkungen.

1. Zusammenfassende Übersicht über die Chondriosomenstrukturen und ihre Bedeutung in den verschiedenen untersuchten Zellformen.

Aus den Untersuchungen geht hervor, dass in den Epithelzellen der Schleimhaut des Magen-Darmkanals und in den Ösophagusdrüsenzellen Chondriosomen als konstante Bestandteile des Zellkörpers vorkommen und charakteristische Funktionsstrukturen darbieten.

Was diejenigen Zellformen betrifft, deren hauptsächliche Funktion eine sekretorische ist, können die eigentlichen Drüsenzellen mit Berücksichtigung der Chondriosomenstrukturen in drei scharf voneinander abgegrenzte Gruppen geteilt werden:

a) Die echten Schleimdrüsenzellen,
b) die serösen Drüsenzellen und
c) die Belegzellen der Fundusdrüsen.

a) Die echten Schleimdrüsenzellen.

Zu dieser Gruppe gehören die Ösophagusdrüsenzellen (Figg. 1—5), die Pylorus- (Figg. 21—25) und die Brunnerschen Drüsenzellen (Figg. 26—28). In diesen Drüsenzellen kommen die Chondriosomen in den groben Fäden des intrazellulären Netzwerkes eingeschlossen vor. Die Bedeutung der Chondriosomen bei der Bildung des Sekretes ist sicher sehr gross, wie es sich insbesondere aus den beobachteten grossen cyclischen Variationen derselben in den Ösophagusdrüsenzellen vermuten lässt, ist jedoch morphologisch schwer nachzuweisen. Jedenfalls verhält es sich nicht so, wie einige Autoren, O. Schultze (1911) und Hoven (1912), für die Schleimdrüsenzellen behaupten, dass nämlich die Chondriosomen als Matrix für die Sekretgranulabildung, wie für manche seröse Drüsenzellen nachgewiesen worden ist, aufzufassen wären. Dies ist offenbar nicht der Fall, und ich habe mich nicht einmal davon überzeugen können, dass die Sekretion in diesen Zellen ein granulärer Prozess wäre. Die grossen morphologischen Veränderungen des Zellkernes deuten auf die Beteiligung desselben bei der Sekretion hin.

Die Quantität der in den Zellen vorkommenden Chondriosomen bleibt in verschiedenen Funktionszuständen, auch nach Pilocarpinreizung in den Pylorus- und Brunnerschen Drüsenzellen ziemlich konstant.

b) Die serösen Drüsenzellen.

Zu dieser morphologisch gut abgegrenzten grossen Drüsenzellengruppe gehören von den untersuchten Zellformen die

Hauptzellen der Fundusdrüsen (Figg. 6—14) und die Panethschen Drüsenzellen (29—31) der Darmwand. In diesen Zellen kann ein solches grobes Netzwerk von Fäden, das unregelmässige Maschen bildend die Zelle durchzieht, wie in den Schleimdrüsenzellen, nicht beobachtet werden. Die Chondriosomen, welche vorzugsweise als Chondriomiten oder als Chondriokonten vorkommen, verlaufen meistens mit der Hauptachse der Zelle parallel, d. h. rechtwinklig zur Lumenachse. Die Chondriosomen spielen in den Hauptzellen der Fundusdrüsen und in den Panethschen Zellen die Rolle als Muttersubstanz für die Sekretgranula. Die Sekretgranula entstehen in der Kontinuität oder in den Enden der Chondriosomen als knospenförmige Anschwellungen (Plasten), welche, nachdem sie einen gewissen Grad von Grösse und Entwickelung erreicht haben, sich von ihrer Matrix loslösen und nunmehr als freie Sekretgranula im Zellkörper zu liegen kommen.

c) Die Belegzellen der Fundusdrüsen.

Eine dritte, alleinstehende Gruppe von Drüsenzellen bilden die Belegzellen der Fundusdrüsen (Figg. 15—16). In diesen Zellen habe ich festzustellen versucht, dass die schon lange bekannten Granula, welche man früher allgemein für gewöhnliche Drüsengranula gehalten hat, in der Tat mitochondriale Bildungen sind. Die Belegzellen sind wohl im Ruhezustand die chondriosomenreichsten Zellen des Körpers. Die mit den verschiedenen Funktionszuständen zusammenhängenden grossen cyclischen Variationen der Chondriosomen deuten auf ihre grosse Bedeutung bei der Bildung des von den Belegzellen abgesonderten Sekretes hin (vgl. Fig. 15, Ruhezustand; die Zelle ist mit Chondriosomen dicht gefüllt, und Fig. 16, Tätigkeitszustand mit reduzierten Chondriosomen und „Vacuolen“).

Die Magen- und Darmoberflächenepithelzellen.

In den Magenoberflächenepithelzellen kann man zwei Abteilungen unterscheiden. In der äusseren dem Lumen zunächst liegenden Abteilung, dem Oberende, kommen Chondriosomen gar nicht vor, in der basalen, meistenteils grösseren Abteilung, die den Kern einschliesst, finden sich dagegen reichlich Chondriosomen in längsverlaufenden Reihen.

Die Verteilung der Chondriosomen ist in ruhenden Zellen ziemlich gleichmässig (Fig. 17), wird aber während der Verdauungsarbeit insbesondere oberhalb des Kernes vermehrt (Figg. 18—19). Wie in Magenepithelzellen, kommen auch in den Darmepithelzellen (Figg. 32—44) Chondriosomen reichlich vor im grössten Teile der Zelle verbreitet. Sie bilden auch hier hauptsächlich längsverlaufende Chondriomitenreihen oder Chondriokonten, welche miteinander anastomosieren und charakteristische Abweichungen von der längenparallelen Anordnung aufweisen. Ein kleines rectanguläres Feld im Kopfteile der Zelle unterhalb des Stäbchensaumes ist immer frei von Chondriosomen. Wie in den Magenoberflächenepithelzellen, wird auch in den Darmepithelzellen in aktiven Tätigkeitszuständen die Masse der Chondriosomensubstanz erheblich grösser dadurch, dass die einzelnen Chondriosomen an Grösse zunehmen, und dass die Zahl der Chondriosomen vermehrt wird (Figg. 36 und 37).

Die Zunahme der Chondriosomensubstanz ist von mir als ein anatomisch nachweisbares Zeichen der resorptiven Tätigkeit der Magen- und Darmoberflächenepithelzellen und für die grosse Rolle der Chondriosomen bei der Resorptionsarbeit gedeutet worden, eine Auffassung, die ich durch das verschiedene Verhalten der Chondriosomen in den assimilierenden und in den sezernierenden Zellen zu gründen versucht habe (siehe S. 166). In den sezernierenden Zellen, wie in den

Hauptzellen und in den anderen serösen Drüsenzellen findet sich die grösste Anhäufung der Chondriosomen in der Zellbasis, in den Magen- und Darmoberflächenzellen in dem dem Lumen zunächst liegenden Kopfteile der Zellen. In den serösen Drüsenzellen nimmt die Chondriosomensubstanz während der Sekretion ab, in den resorbierenden Zellen dagegen während der Verdauungsarbeit, und zwar am meisten in dem Kopfteile der Zellen dem Lumen des Verdauungsapparates am nächsten. Aus diesen und anderen schon in der entsprechenden Abteilung angeführten Gründen ist nach meiner Meinung der folgende Schluss berechtigt: in den Chondriosomen der Magen- und Darmoberflächenzellen gehen während der Resorptionsarbeit synthetische Prozesse vor sich, in dem dieselben von aussen zugeführte Produkte der Verdauungsarbeit assimilieren und zu nativen Substanzen synthetisieren.

Die Becherzellen (Figg. 36, 38, 39).

In Becherzellen kommen Chondriosomen aber in den basalen Abteilungen der Zelle spärlicher als in gewöhnlichen Darmepithelzellen vor. Die Schleimbecher enthalten keine Chondriosomen. In den Becherzellen kann die sicher nicht unbedeutende Rolle der Chondriosomen an der Schleimbildung nicht näher bestimmt werden.

2. Einige Bemerkungen zur allgemeinen Morphologie der Chondriosomen.

Die Chondriosomen bieten, was Form und Aussehen sowie ihre Lage in der Zelle betrifft, einen Polymorphismus im weitesten Sinne des Wortes dar. Sie kommen in vielen Zellen dichter um den Kern gehäuft vor, wie es viele Chondriosomenforscher beschrieben haben; dies ist jedoch nicht immer der Fall, sondern sie können hinsichtlich der Lage wechselnde Grup-

pierungen aufweisen, je nach der Zellart und dem Funktionszustand. So fand Wallgren (1911), dass in Plasmazellen die Gegend um den Kern herum ärmer an Chondriosomen war als übrige Teile des Zellkörpers. Dasselbe Sachverhältnis wurde von mir besonders in den langgestreckten Darmepithelzellen beobachtet, in denen die Gegend oberhalb und unterhalb des Kerns oft chondriosomenfrei war oder nur einzelne solche enthielt. Die morphologische Variabilität der Chondriosomen bewirkt, dass man in derselben Zellart, meistens sogar in derselben Zelle Chondriosomen von verschiedener Form beobachtet: Granula-Mitochondrien, Fädchen- oder Stäbchen-Chondriokonten, von welchen bald die eine, bald die andere Form überwiegt. Wie wechselnd aber auch die Form und die Grösse der einzelnen Chondriosomenindividuen sei, weisen sie doch gewisse gemeinsame Charakterzüge auf, wodurch sie sich von anderen Zelleinschlüssen unterscheiden. Besonders charakteristisch und der Beachtung wert sind die Artenvariationen, die man bei den Chondriosomen beobachtet. Ebenso wie früheren Forschern, u. a. Regaud und Mawas, Champy und Policard, hat es auch mir beim Studium der Chondriosomenstruktur in derselben Zellart bei verschiedenen Arten nicht entgehen können, dass die Variationen der Chondriosomen, wie gross sie auch sein mögen, jedoch innerhalb gewisser Grenzen schwanken. Ein Vergleich der Chondriosomen der untersuchten Zellarten hat ergeben, dass sie beim Menschen die allerkleinsten sind, viel grösser beim Kaninchen und besonders beim Hunde. Diese morphologische Verschiedenheit in der Chondriosomenstruktur, die in den untersuchten Epithelzellen zum Vorschein kommt, ist eine konstante Eigenschaft der Chondriosomen und als eine Artenvariation aufzufassen. Doch scheint diese Konstanz der Chondriosomengrösse nicht unbedingt für alle Zellformen derselben Art zu gelten. So habe ich mehrmals die Gelegenheit gehabt Zellen mesodermalen Urprungs

beim Menschen auf Chondriosomen zu untersuchen, z. B. im Mesenchym aus dem interstitiellen Gewebe der Magen-Darmwand von menschlichen Embryonen verschiedenen Alters, in Sarkomzellen usw., und dabei gefunden, dass die Chondriosomen in den Zellen der Bindegewebsreihe im Gegensatz zu denselben in den Epithelzellen sehr gross und plump waren, sogar grösser als in den Epithelzellen des Verdauungsapparates beim Hunde und Kaninchen. In Epithelzellen des embryonalen Verdauungsapparates beim Menschen sowie in hochgradig anaplastischen Magenkarzinomzellen zeigen dagegen die Chondriosomen dieselbe feine Struktur wie beim Erwachsenen.

Die Chondriosomen sind, ebenso wie Altmanns Granula und vegetative Fädchen sowie, wenn auch nicht ausnahmslos so doch im allgemeinen, auch Flemmings Fila, als frei existierende, voneinander unabhängige Bildungen beschrieben worden. Meves, welcher früher, u. a. in Spermatocyten der Honigbiene (1907, 1) Verbindungen unter den Chondriosomen und sogar eine netzförmige Anordnung derselben beobachtet hatte, hebt in seinen späteren Arbeiten ausdrücklich als ein Charakteristikum der Chondriosomen hervor, dass sie eine individuelle Existenz haben und ohne Verbindungen untereinander sind (1910, 2, 1912). Auch Retzius (1910), der dichotomische Verzweigungen der Granula-Chondriosomen beobachtet hat, leugnet das Vorkommen der Verbindungen unter ihnen. Dagegen hat ein anderer Forscher, Mislawsky (1911) im basalen Teil der Pancreaszellen vom Kaninchen eine netzförmige Chondriosomenanordnung beobachtet, während der letzterwähnte Forscher sie in denselben Zellen der zweiten untersuchten Art, der Maus, als isolierte Gebilde fand.

Auf die im Laufe der Arbeit gemachten Beobachtungen mich stützend, über die in den speziellen Abschnitten berichtet worden ist, kann ich nicht nur die Richtigkeit früherer Angaben, dass Verbindungen zwischen einzelnen Chondriosomen tatsäch-

lich vorkommen können, bestätigen, sondern auch als meine Überzeugung hervorheben, dass solche Verbindungen sehr allgemein vorkommend sind und zu der Regel, nicht zu den Ausnahmen gehören. Ich weise auf die Zeichnungen, welche Verbindungen irgend einer Art wiedergeben, hin (Figg. 3, 7, 10, 34, 40, 41, 44).

Allgemein kommen die von Retzius beobachteten dichotomischen Verzweigungen vor, die schon Altmann beobachtet und u. a. in Darmepithelzellen beschrieben hat. Die Verzweigungen geschehen in einem spitzen, gewöhnlich etwa 45-gradigen Winkel (Fig. 32 u. a.) und die Zweige, die symmetrisch verlaufen, endigen gewöhnlich mit einer ganz kleinen knospenförmigen Anschwellung. Manchmal kann man an den Chondriosomen, die aus Chondriomiten oder Chondriokonten bestehen, welche sich irgendwo in ihrem Verlauf auf die obengeschriebene Art geteilt haben, beobachten, dass die Verzweigungen statt, so wie es meistens der Fall ist, mit einer Spitzenanschwellung zu endigen, zwei symmetrische Bogen beschreiben, um sich wieder zu einem zusammenhängenden Fädchen zusammenzuschliessen, wodurch eigentümliche Ringbildungen von Chondriosomensubstanz entstehen, wie in Fig. 44 ersichtlich ist. Offenbar lässt das in dieser Zeichnung wiedergegebene Strukturverhältnis besser die wirkliche Anordnung der Chondriosomensubstanz hervortreten als die Figg. 32, u. a., in denen nur Verzweigungen von Chondriosomen zum Vorschein kommen. Die entstandenen Zweige brauchen sich nur wieder zusammenzuschliessen, damit der Chondriosomenring entsteht.

In längeren Zellformen, wie in den von mir untersuchten Darmepithelzellen, wo die Chondriosomen hauptsächlich in der Längsrichtung der Zelle angeordnet sind, ist es eine sehr gewöhnliche Erscheinung, dass zwischen den der Länge nach verlaufenden Chondriosomenreihen hier und da Querbrücken

vorkommen, die aus einer Substanz bestehen, welche Mitochondriareaktion gibt (Figg. 40 u. 41). Das zahlreiche Vorkommen solcher Verbindungsbrücken beobachtet man besonders in Querschnitten der langen Zellen. Gewissermassen ist dieses eine Andeutung einer reticulären Anordnung der Chondriosomen in den Darmepithelzellen. Eine netzförmige Struktur und zwar von viel ausgeprägterem Aussehen hatte ich Gelegenheit in anderen Zellen zu beobachten, vor allem im basalen Teile der Hauptzellen — am deutlichsten beim Hunde, aber auch bei anderen Arten — sowie in Ösophagusdrüsenzellen des Hundes in gewissen Funktionsstadien. In den Hauptzellen eines atropinisierten Hundes, wo die Sekretgranulabildung gering und die Menge von Chondriosomensubstanz grösser als gewöhnlich in physiologischen Funktionszuständen war, trat die netzförmige Struktur der Chondriosomensubstanz in dünnen Schnitten auf eine prägnante Weise hervor (Fig. 7). Dasselbe war der Fall in Schleimdrüsenzellen des Speiserohres bei einem Hunde, dessen Chondriosomen, nachdem sie durch Pilocarpininjektion auf ein Minimum reduziert worden, an der äussersten Basis der Zelle in Regeneration oder eigentlicher Hyperregeneration begriffen waren (Fig. 3). Auch wurde in Zellen der Lieberkühnschen Crypten, besonders im Dünndarm des Hundes, beobachtet, dass Chondriosomen Zusammenhang miteinander hatten (Fig. 34).

Es ergibt sich ohne weiteres, dass in solchen Fällen, wo die Condriosomen der Zelle miteinander in der einen oder anderen Art zusammenhängen, diejenigen Benennungen, welche die individuelle Existenz der Einzelchondriosomen betonen, Mitochondrien, Chondriosomen, Chondriomiten, Chondriokonten, Plastosomen, Plastokonten, nicht zutreffend sind. Statt dessen ist man zu den Sammelnamen Chondriosomensubstanz, Mitochondrialapparat [Duesburg in früheren Arbeiten, in den letzteren (1911) wendet er die von Meves vorgeschlagenen

Termini Plastosomen usw. an] gekommen, oder einfach man spricht von einem Chondriom (oder Chondriomitom). Da Verbindungen der Chondriosomen allgemein vorkommend sind, folgt hieraus, dass die Bezeichnungen, die sich auf einzelne frei existierende Chondriosomenindividuen beziehen, in vielen Fällen nur eine relative Berechtigung als notwendiges Hilfsmittel zur Beschreibung der Strukturbilder haben. Ich bin davon überzeugt, dass frei existierende Chondriosomen auch vorkommen, und sogar zahlreich, will aber doch hervorheben, dass es schwer ist zu entscheiden, ob in einem gegebenen Falle in unseren Strukturbildern ein individuell existierendes Chondriosom vorliegt, oder etwa nur ein Fragment des zusammenhängenden Chondrioms. Man muss ja mit in Betracht ziehen, dass unsere technischen Hilfsmittel, mittels welcher wir die Chondriosomenstruktur sichtbar machen wollen, dieselbe nur mangelhaft wiedergeben. Die Schnittdicke muss sehr klein, höchstens 5 Mikra sein. Meine Präparate sind selten dicker als 3 Mikra gewesen. Dass Verbindungen und sogar netzförmige Anordnungen auch in so dünnen Präparaten zahlreich zu sehen sind, deutet mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Chondriosomen in vielen Fällen zusammenhängende Strukturen in den Zellen bilden. In diesem Zusammenhang und als Stütze der obengegebenen Darstellung der Chondriosomenstruktur sei erwähnt, dass Flemming, der ursprünglich seinen Fila nicht gern Verbindungen miteinander zuschreiben wollte, später jedoch sich veranlasst sah das Vorkommen von Verbindungsbändern und sogar netzförmigen Strukturen zwischen ihnen zuzugeben (1899).

Wie schon erwähnt, kommen die Chondriosomen in allen untersuchten Zellarten und unter allen Stadien des Zellenlebens vor, aber ihre Menge ist ausserordentlich grossen cyclischen Veränderungen unterworfen, welche sich auf das Funktionsstadium, in welchem sich die Zelle befindet, beziehen.

Geeignete Objekte zum Studium der cyclischen Variationen der Chondriosomen sind die Hauptzellen und besonders die Ösophagusdrüsenzellen gewesen. Die Untersuchung dieser Zellen in verschiedenen, teilweise experimentell hervorgerufenen Funktionsstadien hat es mir möglich gemacht die Art der Chondriosomenbildung näher zu studieren.

Für Altmann, der seine Bioblasten für die letzten morphologischen Einheiten der organisierten Materie hielt, galt der Satz omne granulum e granulo ebensowohl wie omnis cellula e cellula. Die Schlussfolgerung, dass Bioblasten nur aus Bioblasten entstehen könnten, hing mit den theoretischen Anschauungen Altmanns innig zusammen. Es sei jedoch daran erinnert, dass Altmann die Teilungsfähigkeit der Bioblasten nicht morphologisch nachweisen konnte. In ihren ersten Anfängen waren Bioblasten nämlich meistens metamikroskopisch und ihre Entstehungsweise lag folglich ausser den Grenzen des Sichtbaren. Meves, welcher die Identität von Altmanns Bioblasten mit den Chondriosomen festgestellt hat, findet es nötig zu postulieren, „dass sie (die Chondriosomensubstanz) nicht spontan in der Zelle entsteht, sondern nur wachsen und sich teilen kann" (1910, 2, S. 654). Dass Chondriosomen nur aus vorher existierenden Chondriosomen entstehen können, wird von mehreren Chondriosomenforschern der letzten Jahre (Regaud, Mawas, Hoven, O. Schultze u. a.) ausdrücklich hervorgehoben. Viele stellen sich ähnlich wie Meves den näheren Vorgang bei der Chondriosomenvermehrung als eine Teilung in der Längs- oder Querrichtung vor, analog der Teilung der Zelle und der Kernteilung. Erst in der letzten Zeit sind nähere Beobachtungen über Querteilungen von Romeis (1913) und Maximow (1913) mitgeteilt worden. Der letzterwähnte Forscher konnte die Teilungen an lebenden Pflanzenzellen verfolgen. Dagegen ist eine Längsteilung nicht nachgewiesen worden. Das Verhalten der Chondriosomen bei der

Zellteilung gibt keine Stütze für eine solche Annahme, denn die Chondriosomen scheinen, wie Meves bemerkt, sich bei der Zellteilung passiv zu verhalten.

Auch ich habe bei meiner Arbeit es für besonders wichtig gehalten den Modus der Chondriosomenbildung wenn möglich zu erforschen, und es gelang mir durch Verfolgung des cyclischen Ab- und Wiederaufbaues von Chondriosomen besonders in Schleimdrüsenzellen über diesen Gegenstand zu folgenden Schlüssen zu kommen:

1. Die Entstehung neuer Chondriosomensubstanz ist an schon vorhandene Chondriosomen gebunden. Eine Bildung von Chondriosomen etwa durch formative Tätigkeit der histologisch strukturlosen Grundsubstanz (= des Protoplasmas) der Zelle oder in irgend einer anderen Weise wurde nicht beobachtet.

2. Die Vermehrung von Chondriosomen findet statt durch Wachstum schon in der Zelle vorkommender Chondriosomen.

Die Ösophagusdrüsen reagieren auf eine Pilocarpininjektion in wirksamen Dosen mit einer stürmischen Sekretion, wobei grosse Veränderungen in der Struktur der Zelle stattfinden (nähere Beschreibung S. 60 ff.). Die Chondriosomen werden verbraucht und verschwinden sukzessiv von der Zelle, beginnend von den äusseren, am Lumen befindlichen Zellteilen, so dass schliesslich nur winzige Chondriosomenreste in der äussersten Basis der Zelle zurückbleiben (Fig. 2).

Bei der Erholung der Zelle nach maximaler Erschöpfung findet auch eine Neubildung der Chondriosomen statt. Die Anregung zum Wiederaufbau der Chondriosomenstruktur geht immer von den in der Basis erhaltenen Chondriosomen aus, und schreitet sukzessiv von der Basis gegen die Spitze zu. In der sich restituierenden Zelle, wo die Sekretbildung noch gering ist, bildet das Chondriom oft ein zusammenhängendes

Netzwerk von groben, Mitochondriareaktion gebenden Fäden (Fig. 3). Erst später werden die Chondriosomen voneinander getrennt und zwar dadurch, dass stellenweise die Chondriosomensubstanz verbraucht wird (Figg. 4—5). Dadurch entsteht diejenige Chondriosomenstruktur, die gewöhnlich beobachtet wird (Fig. 1). Die Masse der Chondriosomensubstanz ist grösser in der eben nach maximaler Erschöpfung wieder erholten Zelle und wird vermindert, wenn die Zelle sich mit Sekret ladet.

Bei der Restitution der Ösophagusdrüsenzellen nach maximaler Erschöpfung findet eine Lageveränderung des Zellkernes von der äussersten Basis, wo derselbe gewöhnlich liegt, zur äussersten Spitze der Zelle statt (vgl. die Zeichnungen: 1, Ösophagusdrüsenzellen von gewöhnlichem Aussehen und Fig. 4, vollendete Restitution nach Pilocarpinreizung). Wenn die Ösophagusdrüsenzelle sich wieder mit Sekret auffüllt, geschieht eine Rückwanderung des Kernes zur äussersten Basis zurück. In Fig. 5 befindet sich der Zellkern in der Zellmitte. Charakteristisch ist, dass der Kern bei vor sich gehender Restitution immer an der Grenze zwischen der chondriosomenhaltigen und chondriosomenfreien Zone liegt und sich eben vor den sich regenerierenden Chondriosomen befindet, als würde der Kern von den Chondriosomen vorgeschoben (Fig. 3). Eben dieselben Funktionsstrukturen, die ich in den Ösophagusdrüsenzellen beobachtet habe, habe ich auch in den Schleimzellen der Nasenschleimhaut des Hundes gefunden.

Es erübrigt noch die Frage nach dem Verhältnis der Chondriosomen zu der allgemeinen Zellstruktur zu erörtern.

Bekanntlich war Meves früher der Ansicht, dass die Chondriosomen mit den Flemmingschen Filis identisch wären, und dass sie, ebenso wie die Fila, zusammen mit den Cytomitomfibrillen ein einheitliches zusammengehörendes Fädchensystem bildeten. Später aber hat Meves seine frühere Auffassung in diesem wichtigen Punkte geändert und ist jetzt der Meinung, dass

Chondriosomen und Cytomitomfibrillen zwei verschiedene Cytoplasmastrukturen sind. Die Chondriosomen existieren frei neben und zwischen den Cytomitomfibrillen, ohne an denselben näher zu haften (1908, 1910, 2, 1912): Leucocyten der Salamanderlarve, embryonale Knorpel- und Bindegewebszellen u. a. Zellen. Für die Auffassung, dass Chondriosomen und Cytomitomfibrillen nebeneinander liegen, haben sich Wallgren (1911) und Mislawsky (1913) ausgesprochen. Wallgren fand, dass in den Plasmazellen des Menschen die Chondriosomen in ihrem Verlaufe genau den Fibrillen des Cytomitoms folgen, und zieht daraus den Schluss, dass die Chondriosomen auf irgend eine Weise an die Cytomitomfibrillen gebunden sein müssen. Ich bin bei meinen Untersuchungen über das Verhältnis zwischen den Chondriosomen und den viel zärteren Cytomitomfibrillen zu denselben Schlüssen gekommen wie Meves, Wallgren und Mislawsky, dass die Chondriosomen eine interfibrilläre Lage zwischen den Fibrillen haben müssen. Die von Wallgren gegebene Erklärung, dass die Chondriosomen in irgend einer Weise an den Fibrillen des Cytomitoms haften, gibt auch für einige von mir beobachtete Struktureigentümlichkeiten in der Anordnung der Chondriosomen die natürlichste Erklärung.

In Darm- und auch in Magenepithelzellen, ebenso wie in manchen anderen langen Zellformen ist eine der Länge nach verlaufende fibrilläre Struktur schon vor langer Zeit beobachtet worden [E. Klein (1879)]. M. Heidenhain (1899) konnte durch Untersuchungen an mazerierten Froschdarmepithelzellen nachweisen, dass das längsverlaufende Fibrillensystem nicht ganz der Länge nach angeordnet ist, sondern im Gegenteil eigentümliche gesetzmässige Abweichungen von dem längenparallelen Verlauf aufweist. Es gelang auch demselben Forscher eine befriedigende Erklärung der Ursache dieser Erscheinung zu geben. Die Verlaufseigentümlichkeiten der Fibrillen hängen

davon ab, dass in diesen Zellen eine seitliche Symmetrie der Fibrillärstruktur sich vorfindet.

Ähnliche Eigentümlichkeiten in der Struktur, die Heidenhain in der Anordnung der Cytomitomfibrillen beschrieben hat, konnte ich deutlich in der Chondriosomenstruktur in Magen- und Darmepithelzellen wiederfinden, wie schon beschrieben worden ist (S. 157 ff. Figg. 19, 37, 42, 43). Hierdurch erklärt sich auch der relative oder vollständige Mangel an Chondriosomen oberhalb des Kernes, wodurch sich die Magen- und Darmepithelzellen in der Chondriosomenstruktur von vielen anderen Zellenformen unterscheiden, in denen im Gegenteil in der nächsten Umgebung des Kernes eine reichlichere Anhäufung von Chondriosomen vielfach beobachtet worden ist. Andeutungen zu Torquierungen sind in den Figg. 42 und 44 zu sehen. Diese Verlaufseigentümlichkeiten der Chondriosomen bleiben unerklärlich, wenn man nicht annimmt, dass die Chondriosomenstruktur von der Cytoplasmastruktur abhängig ist in der Wallgrenschen Meinung, dass die Chondriosomen den Cytomitomfibrillen folgen und auf die eine oder die andere Art an dieselben gebunden sind. Hierdurch erklären sich auch die übrigen Eigentümlichkeiten in der Anordnung der Chondriosomen, die Querbrücken zwischen den der Länge nach verlaufenden Chondriosomen (Fig. 40), die Ringbildungen (Figg. 41 und 44), die dichotomischen Verzweigungen (Fig. 32 u. a.), die Netzbildungen (Fig. 7) usw. Dieselben Verhältnisse, die am deutlichsten in den Magen- und Darmepithelzellen des Hundes beobachtet wurden, kamen auch in anderen untersuchten Zellformen, obschon weniger prägnant, zum Vorschein.

Schlussbemerkungen.

Eine Frage von grosser Bedeutung ist diejenige, ob die Chondriosomen ihrer Herkunft nach als originäre Bildungen anzusehen oder ob sie nur als sekundäre Produkte einer in der Zelle vorkommenden primären Substanz aufzufassen sind. Eine Menge Beobachtungen sprechen mit Bestimmtheit für die erstere Auffassung. Ich erwähne hier kurz die wichtigsten

Das Verhalten der Chondriosomen bei der Zellteilung.

Schon Benda machte die Beobachtung, dass die Chondriosomen die Mitose überdauern und unter die Tochterzellen verteilt werden. Seit Benda ist die morphologische Kontinuität der Chondriosomen von Zelle zu Zelle innerhalb des mehrzelligen Individuums in mehreren Arbeiten festgestellt, und das Verhalten der Chondriosomen in den verschiedenen Phasen der Zellteilung näher studiert worden (S. 18 ff).

Benda hatte schon 1902, dazu durch das Verhalten der Chondriosomen bei der Zellteilung veranlasst, die Wahrscheinlichkeitshypothese ausgesprochen, „dass die Mitochondrien, ebenso wie sie individualisiert die Mitosen überdauern, auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wiedererscheinen und an der Befruchtung teilnehmen werden“ (S. 781).

Die Anschauung Meves' über die biologische Bedeutung der Chondriosomen fordert auch notwendigerweise eine Persistenz der männlichen Chondriosomensubstanz in der befruchteten Eizelle.

In einer Reihe von Arbeiten (1911 Ascaris megalocephala, 1912 Parechinus miliaris, 1913 Phallusia mamillata) hat Meves das Verhalten des mitochondrialen Teiles des Spermiums bei der Befruchtung und das individuelle Weiterleben desselben innerhalb der befruchteten Eizelle festzustellen versucht. Inwie-

weit die Beobachtungen Meves' die Übertragung väterlicher Chondriosomensubstanz in den Embryonalkörper bewiesen haben, kann ich nicht entscheiden. Meves äussert (1913), dass bei Ascaris wohl eine Aussaat männlicher Chondriosomen mit Sicherheit konstatiert ist, gibt aber zu, „dass die Persistenz der männlichen Plastochondrien nicht positiv erwiesen ist; man kann sogar bezweifeln, ob sie überhaupt durch direkte Beobachtung demonstrierbar ist" (S. 235).

Die Annahme, dass die männlichen Chondriosomen innerhalb der befruchteten Eizelle persistieren und in den Blastomeren weiterleben sollen, ist mehrerseits (u. a. von Retzius) lebhaft bestritten worden.

Einen weiteren Beweis, dass die Chondriosomensubstanz einen ihrem Wesen nach originären Bestandteil des Zellkörpers ausmacht, liefern meiner Meinung nach die an den Drüsenzellen gemachten Beobachtungen über die cyclischen Variationen der Chondriosomen mit den Funktionszuständen. Mehrere Forscher haben beobachtet, dass in den serösen Drüsenzellen in aktiven Tätigkeitszuständen, insbesondere nach Pilocarpininjektion, die Chondriosomen aus dem grössten Teile der Zelle verschwinden, doch nicht ganz, denn immer bleiben Reste der Chondriosomen wenigstens an der äussersten Basis der Zelle zurück. Von diesen an der Zellbasis persistierenden Chondriosomen geht die Erneuerung der Chondriosomen aus. Die zurückgebliebenen Chondriosomen dienen als Matrix für die Chondriosomenregeneration. Regaud (1909, 2) war bekanntlich der erste, der den cyclischen Ab- und Aufbau der Chondriosomen in den Zellen der gewundenen Nierenkanälchen des Tropidonotus viperinus ausdrücklich hervorhob. „Les filaments et bâtonnets restants vont recommencer le même cycle" (1911, S. 689). G. Arnold äussert: „It is important to note that at no matter what stage the cell may be examined, it always contains some chondriokonts and mitochondria. This is a natural corollary

of the permanence of the chondriosome as a cell organ" (S. 266).

Wie aus dem früher gesagten hervorgeht, wurde ein cyclischer Ab- und Wiederaufbau der Chondriosomen an den Ösophagusdrüsenzellen, den Haupt- und Belegzellen der Fundusdrüsen, beobachtet. In allen diesen Zellen blieben auch nach der ad maximum gesteigerten Sekretion immer Reste von Chondriosomen in der Zelle zurück. An dem für diesen Zweck günstigsten Objekte, den Ösophagusdrüsenzellen, wurde der Modus der Chondriosomenregeneration näher studiert und nachgewiesen, dass die Neubildung der Chondriosomensubstanz tatsächlich durch Wachstum der an der Zellbasis zurückgebliebenen Chondriosomen vor sich geht, und dass also die neuentstehende Chondriosomenmasse genetisch an die schon vorhandene gebunden ist. Schon aus diesen an den Drüsenzellen gemachten Beobachtungen geht meines Erachtens unzweideutig hervor, nicht nur, dass die Chondriosomen einen integrierenden, nie fehlenden Teil der Drüsenzellen bilden, sondern dass die verschiedenen Chondriosomenindividuen genetisch zusammengehören. Das Verhalten der Chondriosomen in den Drüsenzellen wird verständlich, nur wenn man sich auf den Standpunkt Bendas, Meves' und anderer stellt, dass die Chondriosomen ihrer Herkunft nach als primäre, genetisch selbständige Konstituenten des Zellkörpers aufzufassen sind. Wären die Chondriosomen nur vorübergehende Bildungen, Zwischenstufen in der Sekretgranulaproduktion, wie sich u. a. Mislawsky die Sache vorstellt, so bliebe es unerklärlich, warum immer auch nach der erschöpfendsten Sekretion Chondriosomen in der Zelle zurückbleiben, um als Matrix für die Regeneration der Chondriosomensubstanz zu dienen, eine Entstehung von Chondriosomen „im homogenen Cytoplasma" dagegen nicht beobachtet werden kann.

Es ist ohne weiteres klar, dass die Auffassung von den Chondriosomen als einem genetisch selbständigen Bestandteil

der Zelle sich nicht mit dem geläufigen Protoplasmabegriff vereinigen lässt. Nach dieser Lehre wird die homogene, anscheinend strukturlose Grundsubstanz, welche zurückbleibt, nachdem die histologisch individualisierten Strukturbestandteile, — Chondriosomen, Netzapparat, Centralkörperchen usw. — weggezählt worden sind, als „die Muttersubstanz der besonderen Differenzierungen" (M. Heidenhain, 1911, S. 956) aufgefasst. Denn nach dieser Anschauung sind alle im Zellkörper vorkommenden Strukturen ohne Ausnahme — also auch die Chondriosomen — als Strukturphasen des homogenen, undifferenzierten Protoplasmas anzusehen. (Siehe auch Růžička, 1907, S. 479 Lehre vom morphologischen Metabolismus des Protoplasmas.)

Viele der Eigenschaften, welche dem anscheinend homogenen Protoplasma zugeschrieben werden, schreibt Meves den Chondriosomen zu, was schon in der neueren Terminologie von Meves zum Ausdruck kommt. Die Plastosomen repräsentieren nach Meves „die Elementarstruktur des Protoplasmas" (1911, S. 708), die „primäre" und „vitale" Substanz, die Muttersubstanz der verschiedensten Differenzierungen, welche im Lauf der Ontogenese auftreten (1908, 1910, 1, 1911, 1912, 1913), sowie „die Vererbungssubstanz des Protoplasmas, wie das Chromatin diejenige des Kerns" (1911, S. 708). Demgemäss erscheinen die Chondriosomen nach Meves „als der einzige Bestandteil des Protoplasmas, welcher bei der Befruchtung wirksam sein kann" (1911, S. 709).

Weil aber die Chondriosomen nicht die einzigen morphologischen Strukturen des Zellkörpers ausmachen, entsteht die Frage von den Beziehungen der Chondriosomen zu anderen Zellstrukturen. Meves schlägt vor diejenigen sekundären Bildungen, die sich von den Chondriosomen genetisch herleiten, unter dem Namen „paraplastische Differenzierungen" in eine histogenetisch einheitliche Klasse einzureihen.

Als Meves (1908) diese Theorie aussprach, war die Rolle der Chondriosomen als Mutterorgan eigentlich nur für die quergestreiften Muskelfibrillen (von Meves selbst und Duesburg) nachgewiesen. Später sind mehrere Arbeiten erschienen, in denen die Chondriosomen als Matrix für verschiedene morphologische Differenzierungen entweder nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht worden sind. Die Genese der quergestreiften Myofibrillen durch die Tätigkeit von Chondriosomen ist von Luna (1913) bestätigt worden. Meves hat (1910, 1) die Bildung der kollagenen Bindegewebsfibrillen aus den Chondriosomen beschrieben. Ausserdem liegen Untersuchungen über die Bildung folgender Differenzierungsprodukte aus den Chondriosomen vor: der Neurofibrillen (Meves, Hoven), der Gliazellennetze (Meves, Hoven), der serösen Drüsenzellen (Regaud 1909, 2 nachgewiesen, nachher von zahlreichen Forschern beobachtet) und bei Pflanzenzellen der Chloro- und Leucoplasten (Lewitzky, Pensa, Guilliermond und Maximow). Wahrscheinlich sind auch die Epidermisfibrillen Chondriosomenderivate, wie Firket, G. Arnold, Regaud und Favre hervorheben.

Die innigen Beziehungen der Chondriosomen zu den beträchtlich feineren Cytomitomfibrillen, von denen schon mehrmals die Rede gewesen ist (S. 196 ff.), lassen uns an die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhangs zwischen diesen Strukturbestandteilen der Zelle denken, sprechen jedenfalls nicht gegen einen solchen. Gegen einen genetischen Zusammenhang zwischen den Cytomitomfibrillen und den Chondriosomen spricht der Umstand, dass die ersteren viel zärtere Bildungen sind als die verhältnismässig groben Chondriosomen. Diejenigen histologischen Strukturderivate, wie die Myofibrillen, die Sekretgranula, von denen nachgewiesen ist, dass sie aus den Chondriosomen hervorgehen, kommen ihrer Grösse nach den Chondriosomen nahe, und sind viel grösser als die feinsten fädigen

Differenzierungen der Zelle, wie die Cytomitomfibrillen, Strahlungen der Leucocyten, die Fäden der achromatischen Spindel usw. Der Bildungsmodus von Chondriosomenderivaten besteht in den betreffenden Fällen entweder in einer Umwandlung von Chondriosomen in das entsprechende paraplastische Differenzierungsprodukt: Myofibrillen, kollagene Fibrillen, Neurofibrillen, oder in einer Tätigkeit, wo die entstandenen Produkte, Sekretgranula, grösser als die Mutterbildungen sind. Schon aus diesen Gründen ist es weniger wahrscheinlich, dass Chondriosomen und Cytomitomfibrillen genetisch zusammengehören.

Weiter muss die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhangs zwischen den Chondriosomen und den Fäden des groben, in den Schleimdrüsenzellen vorkommenden Netzwerkes ins Auge gefasst werden. Wie Regaud und Mawas (1909, 1) für Schleimspeicheldrüsenzellen und ich für die oben angegebenen Schleimdrüsenzellen des Verdauungsapparates und der Nasenschleimhaut nachgewiesen haben, liegen die Chondriosomen dieser Zellen innerhalb der Fäden des Netzwerkes eingeschlossen vor, nicht aber in den Maschen desselben.

In den Schleimdrüsenzellen ist der genetische Zusammenhang zwischen den Chondriosomen und dem Netzwerk, in dem sie eingelagert sind, denkbar, sogar wahrscheinlich, ebenso wie in den Gliazellen (Meves 1907, 1). Das Netzwerk aber ist eine in der ontogenetischen Entwickelung erworbene Zellstruktur, die Chondriosomen dagegen das Primäre und folglich als die Muttersubstanz der Fäden des Netzwerkes anzusehen, wenn eine genetische Beziehung zwischen dem Netzwerk und den Chondriosomen vorhanden ist.

Ebenso sind alle diejenigen Strukturen, die nachweislich Chondriosomenderivate darstellen — Neuro- und Gliafibrillen, seröse Sekretgranula usw. — hochdifferenzierte Funktionsstrukturen, die nur gewissen Zellen eigen sind, dem Zell-

begriff als solchem aber nicht zukommen. Ausser den speziellen, in der individuellen Entwickelung entstandenen Zelleinschlüssen finden sich aber solche, die auch der undifferenzierten Zelle zukommen. Solche Zelleinschlüsse sind u. a. die Centralkörperchen und wahrscheinlich auch der „Apparato reticolare interno" von Golgi. Nachdem nun die Chondriosomen mit grösster Wahrscheinlichkeit als genetisch selbständige Konstituenten der Zelle angesehen werden können, entsteht die wichtige Frage, ob die anderen auch in der undifferenzierten Zelle vorkommenden Zelleinschlüsse in irgend einem genetischen Zusammenhang mit den Chondriosomen stehen. Ob dies der Fall wäre, wären die Centrosomen und die Netzapparate unter die paraplastischen Differenzierungsprodukte einzureihen. Im entgegengesetzten Falle dagegen sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder sind die Centralkörperchen (Centriolen) und die Netzapparate auch ihrer Entstehung nach genetisch selbständige Konstituenten der Zelle, oder aber sie sind nicht, wie die Chondriosomen, primäre Zellorgane, sondern nur sekundäre Zelleinschlüsse, Produkte der formativen Tätigkeit irgend einer primären Substanz des Zellkörpers [1]).

Aus den Arbeiten von Meves ergibt sich, dass er ohne auf die Centralkörperchen oder die Netzapparatfrage näher einzugehen, sich diese Zellorgane als von den Chondriosomen unabhängige Bildungen vorstellt. Meves äussert hierüber unter anderem, dass die Zwischensubstanz „als Vehikel für die in ihr enthaltenen wichtigeren Zellbestandteile (Plastosomen, Kern, Cytocentrum)" dient . . . . (1911, S. 709). Über den Netzapparat (der embryonalen Knorpelzellen) äussert Meves, dass derselbe, „wenn er tatsächlich als solcher existiert und nicht etwa ein Fixierungsartefakt irgend welcher Art darstellt, neben den Chondriosomen vorhanden sein und eine von ihnen verschiedene Bildung repräsentieren muss" (1910,

[1]) Ich sehe dabei von denjenigen Hypothesen ab, welche im Zellkörper liegende Strukturen für Derivate des Zellkernes halten.

S. 160). Hoven (1910) dagegen stellt sich vor, dass die Netzapparate bei der histogenetischen Differenzierung aus den Chondriosomen hervorgehen, indem ein Teil der Chondriosomen in der Nähe des Kernes bleibt und in die Netzapparate von Golgi umgewandelt wird. Dieser Hypothese, nach der die Netzapparate nur sekundäre Zellorgane oder paraplastische Bildungen sein sollen, fehlt in der Beobachtung jede Stütze.

Durch mehrere Untersuchungen der letzten Jahre ist die Netzapparatfrage wesentlich aufgeklärt worden. Von der Golgischen Schule (Golgi z. B. 1909) wird der „Apparato reticolare interno“ als ein Zellorgan sui generis, welches von anderen Teilen des Zellkörpers gut unterschieden wird, angesehen. Golgi verneint die Identität des Netzapparates mit den Chondriosomen. Kolster (1913, nur eine vorläufige Mitteilung ist bisher veröffentlicht) fand durch vergleichende Untersuchungen zwischen dem Netzapparate und den Chondriosomen betreffs Struktur, Lage und Verhalten in den verschiedenen Stadien des Zellebens so grosse Unterschiede, dass nach seiner Meinung diese Bestandteile des Zellkörpers verschiedene Bildungen sein müssen.

Auch liegen Beobachtungen über das Verhalten des Netzapparates bei der Zellteilung vor [Perroncito (1911), Deineka (1912), Kulesch (1914)] [1]). Die Verfasser betonen einstimmig, dass der Netzapparat die Zellteilung überdauert und bei der Mitose eine Reihe aktiver Veränderungen durchmacht, welche allem Anscheine nach den Zweck haben eine gleichmässige Verteilung der Netzapparatsubstanz zustande zu bringen. Die wichtigsten Ergebnisse der Netzapparatforschungen können in den folgenden Punkten zusammengefasst werden:

1. Vorkommen des Netzapparates in den verschiedensten, wenn nicht allen, sowohl embryonalen als adulten Zellen.

2. Die meistens unipolare oder in einzelnen Fällen bipo-

[1]) Kulesch, L., Der Netzapparat von Golgi in den Zellen des Eierstockes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84.

lare Lage im Verhältnis zu dem Kerne und in dessen Nachbarschaft.

3. Die besondere Struktur: meistens besteht der Netzapparat aus einem Knäuel gebogener, miteinander verflochtener Fäden.

4. Biologische Eigenschaften: Persistenz und Teilungsstrukturen bei der Zellteilung, Lage- und Volumenveränderungen in verschiedenen Stadien des Zellebens.

Die Parallele mit den Chondriosomen ergibt sich von selbst. Dieselben Gründe, die als Stütze für die Auffassung von den Chondriosomen als originären Zellorganen angeführt worden sind, können Punkt für Punkt als Beweise für die selbständige Natur des Netzapparates angewandt werden, unter der Voraussetzung, dass die oben in Kürze erwähnten Ergebnisse der Netzapparatforschungen haltbar sind.

Was wieder die Centralkörperchen anbelangt, mag nur daran erinnert werden, dass diese Zelleinschlüsse mehrerseits ihrer Entstehung nach als selbständige Konstituenten der Zelle angesehen worden sind: „Vielleicht muss man", sagt Waldeyer, „die Körperchen (d. h. die Centralkörperchen) neben dem Protoplasma und dem Kern als einen besonderen dritten wesentlichen Zellenbestandteil auffassen" (1895, S. 776). M. Heidenhain (1894) hielt damals die Centriolen „wenigstens ihrem gegenwärtigen Zustande nach, für originäre Bildungen" (S. 682). [Vgl. auch Heidenhains Erläuterungen hierüber im Anschluss an ein Referat von einer Arbeit von Wilson (1907, S. 303)]: „Zusammenfassend können wir sagen: die Entstehung neuer Centriolen (nämlich in anderer Weise als durch Teilung schon vorhandener) wurde durch Wilsons Arbeit nicht nachgewiesen . . . ." usw.

Wenn es richtig ist, dass ausser den Chondriosomen auch die Centralkörperchen und der „Apparato reticolare interno" genetisch voneinander und von irgend einer anderen primären Substanz unabhängige Zelleinschlüsse sind, kommt man zum

Schluss, dass der Zellkörper, statt eine einzige, allen in demselben vorkommenden Strukturen zugrunde liegende Substanz zu enthalten, genetisch kompliziert gebaut ist, indem er ausser der Grundsubstanz wenigstens diese drei Konstituenten einschliesst.

Vorausgesetzt dagegen, dass weder die Centralkörperchen noch der „Apparato reticolare interno" ihrem Wesen nach selbständige Konstituenten wären, sondern nur Differenzierungen irgend einer primären Substanz. Auch in diesem Falle wird man, wenn an der genetischen Selbständigkeit der Chondriosomensubstanz festgehalten wird, mit Notwendigkeit zu einer Zerlegung des Zellkörpers in mehr als einen originären Teil geführt: die Chondriosomen und die gegenwärtig weiter nicht zerlegbare anscheinend homogene Grundsubstanz. Denn die Bildung der Grundsubstanz aus den Chondriosomen kann wohl nicht im Ernst postuliert werden.

Wie schon früher angedeutet wurde, sind sowohl Meves als Duesburg in ihren Versuchen die Bedeutung der Chondriosomen im Zelleben näher zu bestimmen, dazu gekommen im Zellkörper das Vorhandensein mehrerer originären Bestandteile anzunehmen, und haben dabei Anschauungen über die Bedeutung der verschiedenen Konstituenten des Zellkörpers — der Grundsubstanz, der Chondriosomen usw. — ausgesprochen. Sowohl Meves als auch Duesburg legen das grösste Gewicht auf die Chondriosomen als Träger der Lebensäusserungen, die im Zellkörper lokalisiert sind. Die zwischen den Chondriosomen liegende anscheinend homogene Substanz — Flemmings Interfilarmasse oder Paramitom, Altmanns Intergranulärsubstanz — Protoplasma im gewöhnlichen Sinne — ist nach Meves von sekundärer Bedeutung neben den Plastosomen. Sie dient „als Vehikel für die in ihr enthaltenen wichtigeren Zellbestandteile[1]) [Plastosomen, Kern, Cytocentrum]" (1911, S. 709).

[1]) Von mir gesperrt.

Die Zwischensubstanz des Spermiums wird von der Eizelle resorbiert (1911, S. 708—709). Meves stellt sich vor, „dass die Lebensäusserungen der Plastosomen an das Vorhandensein der Grundmasse gebunden sind" (1913, S. 251). Ähnliche Ansichten über die Bedeutung der Zwischensubstanz hat Duesburg (1912, S. 822 ff.) ausgesprochen. Der Standpunkt der beiden Chondriosomenforscher kommt in diesem Punkte der Anschauung von Flemming und derjenigen von Altmann in seinen letzteren Arbeiten nahe, ohne ganz identisch zu sein, wie Meves selbst hervorhebt (1913).

Meves nähert sich Altmanns Lehre in dem Punkte, dass er die Bedeutung der zwischen den Chondriosomen liegenden Substanz nur für nebensächlich hält im Verhältnis zu derjenigen der Chondriosomen. Ebenso Duesburg. „Wenn ihre Bedeutung," sagt Duesburg, „nach dem was wir von der Rolle der Plastosomen in den Embryonal- und den erwachsenen Zellen gesehen haben, der der Chondriosomen untergeordnet[1]) erscheint, so ist sie doch sicher nicht unbeachtet zu lassen. Denn die Vorgänge, deren Sitz die Plastosomen sind, müssen sicher von ihr beeinflusst sein" (1912, S. 820).

Duesburg betont jedoch ausdrücklich, dass er keineswegs seine Auffassung in diesem Punkte für eine definitive hält.

Die Auslegungen der verdienstvollen Chondriosomenforscher sind wohl dennoch in betreff dieses Punktes zu einseitig und treffen kaum das Richtige: Denn, auch wenn die Bedeutung der Chondriosomen im Zelleben möglichst hoch geschätzt wird, können wichtige Lebensäusserungen der Zelle aus dem Verhalten der Chondriosomen nicht erklärt werden. Auffallend ist vor allem, dass die Chondriosomen als Träger einer so wichtigen Zellfunktion wie die Kontraktilität nicht angesehen werden können; die Chondriosomen verhalten sich bei der

[1]) Von mir gesperrt.

Mitose passiv, und mehrere Autoren haben das passive Verhalten der Chondriosomen in den intracellulären Bewegungserscheinungen beobachtet (vor allem Maximow 1913).

Wenn man die Erscheinungsform und die Anordnung der Chondriosomensubstanz in Betracht nimmt, wird auch leicht eingesehen, dass die Chondriosomen nicht das Organ der sog. Protoplasma- und amöboiden Bewegung sein können. Die Chondriosomen kommen ja meistenteils in der Form von Stäbchen vor, die wohl oft miteinander anastomosieren und sogar verbreitete Netze bilden können, in ihrer Kontinuität jedoch vielfach unterbrochen sind. Die undifferenzierte zelluläre Bewegung fordert aber eine Substanz mit ununterbrochener Kontinuität. Die interchondriosomale Grundsubstanz muss folglich als Träger der „Protoplasmabewegung" angesehen werden.

Es liegt kein Grund vor, auch wenn der Chondriosomensubstanz die möglichst wichtige biologische Funktion zugeschrieben wird, die Bedeutung anderer Teile der Zelle zu unterschätzen. Wenn der Zellkörper als aus mehreren voneinander unabhängigen Konstituenten zusammengesetzt gedacht wird, müssen diesen Teilen auch Funktionen, die zu den allgemeinen Lebensfunktionen der Zelle gehören, zugeschrieben werden.

Richtiger ist wohl die Auffassung, dass die Lebensäusserungen der undifferenzierten Zelle, die dennoch, aus wie vielen originären Konstituenten sie auch zusammengesetzt sein mag, eine biologische Einheit ist, unter die verschiedenen genetisch originären Teile verteilt sind, so dass sie alle Träger ganz bestimmter Funktionen sind. Weil sie als notwendige Konstituenten zum Vollbegriff der Zelle gehören, sind die Verrichtungen der Teile für das Zelleben als notwendig anzusehen. Die Bedeutung des einen oder anderen Bestandteils für nebensächlich zu halten ist willkürlich.

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E. (1912), Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. Berlin.

Alagna, G. (1912), Sulla presenza di formazioni mitochondriali negli elementi costitutivi delle Tonsille palatine normali ecc. Archiv f. Zellforschung. Bd. 7.

Altmann, R. (1894), Elementarorganismen. 2. Aufl. Leipzig.

Anile, A. (1903), Le glandule duodenali o del Brunner. Napoli. Cit. nach Oppel (1902).

Arnold, G. (1912), On the condition of the epidermal fibrils in Epithelioma. Quarterly Journal of microsc. Sc. New. Ser. Nr. 227. (Vol. 57. Part. 3.)

Derselbe (1912), The role of the chondriosomes in the cells of the guinea-pigs pancreas. Arch. f. Zellforschung. Bd. 8.

Arnold, J. (1911), Die Anordnung des Glykogens im Magen- und Darmkanal. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 77.

Asher, L. (1908), Das Verhalten des Darmepithels bei verschiedenen funktionellen Zuständen. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 37. N. F. Bd. 33.

Benda, C. (1898), Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Verhandl. d. Physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1897—98.

Derselbe (1899, 1), Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Ibid. Jahrg. 1898—99.

Derselbe (1899, 2), Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Ibid. Jahrg. 1899—1900.

Derselbe (1901), Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. der anat. Gesellschaft in Bonn. Anat. Anz. Bd. 19. Ergänzungsh.

Derselbe (1902), Die Artikel „Mitochondria“ in den Ergebnissen der Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 12.

Benda, C. (1910), Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. 2. Aufl. Teil II. S. 196 ff. Berlin und Wien.

Bensley, R. R. (1899), The Structure of the mammalian gastric glande. Quarterly Journal of microsc. Sc. Vol. 41.

Derselbe (1902), The cardiac glands of Mammals. The American Journ. of Anat. Vol. 2.

Derselbe (1903, 1), Concerning the glands of Brunner. Anat. Anz. Bd. 23.

Derselbe (1903, 2), The structure of the glands of Brunner. The decennial publications University of Chicago. Vol. 10. Cit. nach Oppel (1904).

Derselbe (1908), Prof. Prenants Theory of the nature of the granule cells of Paneth. The anatomical Record. Vol. 2.

Derselbe (1911—1912), Studies on the pancreas of the guinea-pig. The American Journal of Anatomy. Vol. 12.

Bizzozero, G. (1889, 1892, 1893), Über die schlauchförmigen Drüsen des Magen-Darmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33, 40, 42.

Bloch, C. E. (1903), Anatomische Untersuchungen über den Magen-Darmkanal des Säuglings. Jahrb. für Kinderheilk. N. F. Bd. 58.

Bogomoletz, A. A. (1903), Beitrag zur Morphologie und Mikrophysiologie der Brunnerschen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61.

Böhm, A. und v. Davidoff, M. (1905), Lehrbuch der Histologie des Menschen. 3. Aufl. Wiesbaden.

Bonnamour (1905), Étude histologique des phénomènes de sécrétion dans la capsule surrénale chez les mammifères. Thèse de Lyon. Cit. nach Hoven (1912).

Bonnet, R. (1893), Demonstrationen über den feineren Bau der Magenschleimhaut des Menschen und einiger Haustiere. Sitzungsber. d. med. Gesellsch. zu Giessen. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 18.

Bonnet, J. (1911), Ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anz. Bd. 39.

Bouin, M. et P. (1898, 1), Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. Bibl. anatomique VI. Cit. nach Prenant (1910).

Dieselben (1898, 2), Sur la présence de formations ergastoplasmatiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa (Forb.). Ibid. VI. Cit. nach Prenant (1910).

Bouin, P. (1905), Ergastoplasme et mitochondria dans les cellules glandulaires séreuses. C. R. Soc. Biol. T. 57.

v. Brunn, A. (1884), Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwickelung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

Buch, H. (1911), Beobachtungen an der Taubenleber. Anat. Hefte. Heft 136. (Bd. 45. H. 2.)

C a d e, A. (1900), Étude de la constitution histologique normale et quelques variations fonctionelles et expérimentales des éléments sécréteurs des glandes gastriques du fond chez les animaux mammifères. Thèse de doctorat. Lyon. Cit. nach O p p e l (1902).

C a s t e l l a n t, J. L. A. (1898), Quelques recherches sur les glandes de B r u n n e r. Thèse de doctorat. Lille. Cit. nach O p p e l (1900).

C h a m p y, C h. (1909, 1), A propos mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. C. R. Soc. Biol. T. 66.

D e r s e l b e (1909, 2), Sur la structure de la cellule absordante de l'intestin. (Notes préliminaires.) C. R. Soc. Biol. T. 67.

D e r s e l b e (1911), Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. Thèse pour le doctorat. Paris.

C i a c c i o, C. (1906), Sur une nouvelle espèce cellulaire dans les glandes de Lieberkühn. C. R. Soc. Biol. T. 58.

C o l s o n, R. (1911), Histogenèse et structure de la capsule surrénale adulte. Arch. de Biol. T. 25.

D e i m l e r, K. (1905), Vergleichende Untersuchungen über die Pylorusdrüsenzone des Darmkanals usw. der Haussäugetiere. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 22.

D e i n e k a, D. (1912), Der Netzapparat von G o l g i in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. Anat. Anz. Bd. 41.

D u b r e u i l, G. (1909), Appareil mitochondrial chez les Plasmazellen. C. R. Soc. Biol. T. 66.

D e r s e l b e (1911), Le chondriome des globules blancs mononuclées etc. C. R. Assoc. Anat. Cit. nach D u e s b u r g (1912).

D u e s b u r g, J. (1908), Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und der Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.

D e r s e l b e (1908), Sur l'existence des mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anz. Bd. 32.

D e r s e l b e (1909), Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. in Giessen. Anat. Anz. Bd. 34. Ergänzungsh.

D e r s e l b e (1910, 1), Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anz. Bd. 35.

D e r s e l b e (1910, 2), Les chondriosomes des cellules embryonnaires du lapin et leur rôle dans la genèse des myofibrilles. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4.

D e r s e l b e (1911), Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellforschung. Bd. 6.

D e r s e l b e (1912), Plastomen, „Apparato reticolare interno" und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 20.

Duesburg, J. et Hoven, H. (1910), Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. Anat. Anz. Bd. 36.

Ebstein, W. (1870), Beiträge zur Lehre vom Bau und den physiologischen Funktionen der sogenannten Magenschleimhautdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6.

Edelmann (1889), Vergleichend-anatomische und physiologische Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Cardiadrüsenregion) bei den Säugetieren. Zeitschr. f. Tiermedizin. Bd. 15.

Ehrlich, P. (1909), Über die Partialfunktionen der Zelle. Nobelvortrag. Les prix Nobel 1908. Stockholm.

Ellenberger, W. (1887), Vergleichende Histologie der Haussäugetiere. 2. Aufl. Berlin.

Ellenberger, W. und Günther, G. (1901), Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 2. Aufl. Berlin.

Fauré-Frémiet, E. (1907), Mitochondries et sphéroplastes chez les infusories ciliés. C. R. Soc. Biol. T. 62.

Derselbe (1910), Études sur les mitochondries des protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anatomie microsc. T. 12. Cit. nach Duesburg (1912).

Fauré-Frémiet, E., Mayer, A. et Schaeffer, G. (1909, 1), Sur la constitution et le rôle des mitochondries. C. R. Soc. Biol. T. 66.

Dieselben (1909, 2), Sur les réactions chimiques des mitochondries. C. R. Soc. Biol. T. 67.

v. Fieandt, H. (1911), Weitere Beiträge zur Frage nach der feineren Struktur des Gliagewebes. Festschr. f. Prof. Dr. E. A. Homén. Zieglers Beiträge. Bd. 51.

Firket, J. (1911), Recherches sur la genèse des fibrilles épidermiques chez le poulet. Anat. Anz. Bd. 38.

Flemming, W. (1899), Über Zellsubstanz. Eröffnungsrede. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Tübingen. Anat. Anz. Bd. 16. Ergänzungsh.

Galeotti, R. (1895), Über Granulationen in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 12.

Garnier, Ch. (1900), Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. 36.

Giglio-Tos, E. e Granata, L. (1908), I mitochondri nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus. Biologica. Vol. 2. Cit. nach Prenant (1910) und Duesburg (1912).

Godlewsky, E. (1902), Die Entwickelung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60.

Goldschmidt, R. (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Biol. Centralbl. Bd. 24.

Golgi, C. (1909), Sur une fine particularité de structure de l'épitélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vértébrés. Arch. italienn. de Biol. T. 60.

Haane, G. (1903), Über die Drüsen des Ösophagus und des Übergangsgebietes zwischen Pharynx und Ösophagus. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 31.

Derselbe (1905), Über die Cardiadrüsen und die Cardiadrüsenzone des Magens der Haussäugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.

Hamburger, E. (1889), Beiträge zur Kenntnis der Zellen in den Magendrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.

Heidenhain, R. (1870), Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6.

Derselbe (1872), Bemerkungen über die Brunnerschen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8.

Derselbe (1883), Physiologie der Absonderung und Aufsaugungen. „Handbuch der Physiologie" von L. Hermann. Bd. 5. Teil X. Leipzig.

Derselbe (1888), Beitrag zur Histologie und Physiologie des Dünndarms. Pflügers Archiv. Bd. 43. Supplementheft.

Heidenhain, M. (1894), Neuere Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

Derselbe (1899), Über die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. für mikr. Anatom. Bd. 54.

Derselbe (1907), Plasma und Zelle. 1. Lieferung. Handbuch der Anatomie des Menschen von K. v. Bardeleben. Bd. 8. 1. Abt. Jena.

Derselbe (1911), Plasma und Zelle. 2. Lieferung. Ibid. Bd. 8. 2. Abt.

Hirsch, C. (1910), Experimentelle Untersuchungen an der Nierenzelle. Anat. Hefte. 123.—124. Heft. (Bd. 41. H. 1—2.)

Hjelt, K. J. (1912), Über die Mitochondria in den Epithelzellen der gewundenen Nierenkanälchen bei der Einwirkung einiger Diuretika (Koffein und Theocin). Virchows Archiv. Bd. 207.

Holmgren, E. (1910), Untersuchungen über morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75.

Hoven, H. (1910, 1), Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriôme dans la sécrétion. Anat. Anz. Bd. 37.

Derselbe (1910, 2), Sur l'histogenèse du système nerveux peripherique chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. Arch. de Biol. T. 25.

Derselbe (1911), Du rôle du chondriôme dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. Anat. Anz. Bd. 39.

Derselbe (1912), Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriôme dans la sécrétion. Arch. f. Zellforschung. Bd. 8.

Kaufmann, M. (1906), Über Vorkommen von Belegzellen im Pylorus und Duodenum des Menschen. Anat. Anz. Bd. 28.

Dieselbe (Kaufmann-Wolff, M.) (1911), Kurze Notiz über

Belegzellen, Panethsche Zellen und basal gekörnte Zellen im Darm des Menschen. Anat. Anz. Bd. 39.
Klein, E. (1879), Observations on the structure of cells and nuclei. The Quarterly Journal of microsc. Sc. New Ser. Vol. 19.
Klein, S. (1906), On the nature of the granule cells of Paneth in the intestinal glands of Mammals. The Amer. Journal of Anatomy. Vol. 5.
Kolossow, A. (1898), Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien, und die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.
Kolster, R. (1911), Mitochondria und Sekretion in den Tubuli contorti der Niere. Festschrift für Prof. Dr. E. A. Homén. Zieglers Beiträge. Bd. 51.
Derselbe (1912), Om anomalier i människans ventrikelslemhinna. Finska Läkaresällskapets Handlingar. Bd. 54.
Derselbe (1913), Über die durch Golgis Arsenik- und Cajals Urannitrat-Silbermethode darstellbaren Zellstrukturen. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Greifswald. Anat. Anz. Bd. 44. Ergänzungsh.
Korotneff, A. (1909), Mitochondrien, Chondriomiten und Faserepithel der Tricladen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74.
Kranenburg, W. R. H. (1902), Sur les cellules des glandes de l'estomac qui sécrètent de l'acide chlorhydrique et celles qui sécrètent de la pepsine. Arch. Teyler. Ser. 2. T. 7. Haarlem. Cit. nach Oppel (1902).
Krause, R. (1911), Kursus der normalen Histologie. Berlin.
Kuczynski, A. (1890), Beitrag zur Histologie der Brunnerschen Drüsen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 7.
Kull, H. (1911), Über die Entstehung der Panethschen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 76.
Kultschitzky, N. (1897), Zur Frage über den Bau des Darmkanals. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.
v. Kupffer, C. (1883), Epithel und Drüsen des menschlichen Magens. Festschr. des ärztl. Vereins München. Cit. nach Zimmermann (1898).
Lams, H. (1910), Recherches sur l'œuf de Cobaye (Cavia cobaya). C. R. Assoc. Anat. Cit. nach Meves (1912) und Duesburg (1912).
Langley, J. N. and Sewall, H. (1879), On the changes in pepsin-forming glands during secretion. Journal of Physiology. Vol. 2.
Langley, J. N. (1881), On the histology and physiology of the pepsin-forming glands. Philosoph. Transactions of the Royal Soc. of London. Vol. 3.
Lewitzky, G. (1910), Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 28.
Loyez, M. (1909), Les premiers stades de la vitellogenèse chez quelques Tuniciers. C. R. Assoc. Anat. Cit. nach Prenant (1910) und Duesburg (1912).
Luna, E. (1913), Sulla importanza dei chondriosomi nella genesi delle myofibrille. Anat. Anz. Bd. 43.

Majewsky, A. (1894), Über Veränderungen der Becherzellen im Darmkanal während der Sekretion. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 11.

Martin, F. P. (1906), Über Gestalt, Lage und Länge der Darmeigendrüsen und der Zotten usw. bei den Haussäugetieren. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde. Bd. 32.

Maximow, A. (1901), Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58.

Derselbe (1913), Über Chondriosomen in den lebenden Pflanzenzellen. Anat. Anz. Bd. 43.

Mayer, A., Rathery, F. et Schaeffer, G. (1910), Sur les propriétés des granulations ou mitochondries de la cellule hépatique normale. C. R. Soc. Biol. T. 68.

Maziarski, St. (1910), Sur les changements morphologiques de la structure nucléaires dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4.

Meves, F. (1900), Über den von v. la Vallette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.

Derselbe (1904), Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Bericht d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 22.

Derselbe (1907, 1), Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Derselbe (1907, 2), Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. 31.

Derselbe (1907, 3), Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz. Bd. 31.

Derselbe (1908), Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72.

Derselbe (1910, 1), Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75.

Derselbe (1910, 2), Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75.

Derselbe (1911), Über die Betätigung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 76.

Derselbe (1912), Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80.

Derselbe (1913), Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mamillata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82.

Michaelis, L. (1900), Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55.

Miram, K. (1912), Zur Frage über die Bedeutung der Panethschen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58.

Mislawsky, A. N. (1911), Beiträge zur Morphologie der Drüsenzelle. Über das Chondriom der Pankreaszelle. Anat. Anz. Bd. 39.

Derselbe (1913), Über das Chondriom der Pankreaszellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81.

Möller, W. (1899), Anatomische Beiträge zur Frage von der Sekretion und Resorption in der Darmschleimhaut. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 66.

Müller, E. (1896), Drüsenstudien I. Die serösen Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1896.

Derselbe (1898), Drüsenstudien II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 64.

Mulon, P. (1910), Les mitochondries surrénales. C. R. Soc. Biol. T. 68.

Nageotte, J. (1909), Mitochondries du tissu nerveux. C. R. Soc. Biol. T. 66.

v. Nagy, L. (1911), Über die Histogenese des Darmkanals bei menschlichen Embryonen. Anat. Anz. Bd. 40.

Nicolas, A. (1891), Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 8.

Noll, A. und Sokoloff, A. (1905), Zur Histologie der ruhenden und tätigen Fundusdrüsen des Magens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteilung.

Nussbaum, M. (1877), Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.

Ogata, M. (1883), Die Veränderungen in den Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.

Oppel, A. (1896, 1897), Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Bd. 1 Magen, 1896. Bd. 2 Schlund und Darm, 1897, Jena.

Derselbe (1900, 1902, 1904, 1906), „Verdauungsapparat" in den Ergebnissen d. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 10, 12, 14, 16.

Derselbe (1910—1911), Über eine zweite Zellart in den Brunnerschen Drüsen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 76.

Paneth, J. (1888), Über die secernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31.

Pensa, A. (1910), Alcuni formazione endocellulari dei vegetali. Anat. Anz. Bd. 37.

Perroncito, A. (1911), Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen). Arch. für mikr. Anat. Bd. 77.

Piersol, G. A. (1894), Textbook of normal Histology. Cit. nach Oppel (1896).

Policard, A. (1907), Les divers segments du tube urinaire du rein des mammifères. C. R. Soc. Biol. T. 62.

Derselbe (1908), Tube urinaire des mammifères. Rev. gén. d'histol. T. 3. Fasc. 10.

Derselbe (1909), Sur la structure des mitochondries. C. R. Soc. Biol. T. 67.

Policard, A. (1909), Faits et hypathèses concernant la physiologie de la cellule intestinale. C. R. Soc. Biol. T. 68.

Policard, A. et Mawas, J. (1909), Mitochondries et cils vibratils. C. R. Soc. Biol. T. 67.

Prenant, A. (1887), Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La cellule. T. 4.

Derselbe (1898, 1899), Sur le protoplasma supérieur. Journal de l'Anat. et de la Physiol. T. 34, 35.

Derselbe (1904), Sur la structure des cellules épithéliales intestinales de Distomum hepaticum L. C. R. Soc. Biol. T. 56.

Derselbe (1907), Sur les „cellules de Paneth" dans les glandes de Lieberkühn de l'homme. C. R. Soc. Biol. T. 62.

Derselbe (1909), Diskussion infolge einer Mitteilung von Regaud und Mawas (1909, 1). C. R. Soc. Biol. T. 66.

Derselbe (1910), Mitochondries et l'ergastoplasma. Journal de l'Anat. et de la Physiol. T. 46.

Regaud, Cl. (1908, 1), Variations des formations mitochondriales dans les tubes à cuticule striée du rein. C. R. Soc. Biol. T. 64.

Derselbe (1908, 2), Sur les formations mitochondriales de diverses espèces cellulaires. 1. Dans le rein de couleuvre et de grenouille. 2. Dans l'estomac du chien. C. R. Assoc. Anat. 1908. Autoreferat in verschiedenen Arbeiten.

Derselbe (1908, 3), Sur les mitochondries de l'épithélium séminal; IV Faits et hypothèses relatifs à leur constitution. C. R. Soc. Biol. T. 65.

Derselbe (1909, 1), Sur les mitochondries des fibres musculaires du cœur. C. R. de l'Acad. d. Sc. T. 149, 1.

Derselbe (1909, 2), Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les Ophidiens et les Amphibiens). C. R. Soc. Biol. T. 66.

Derselbe (1910), Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. Arch. d'Anat. microsc. T. 11. Referat der Technik in Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. 27.

Derselbe (1911), Les mitochondries organites du protoplasma considérées comme les agents de la fonction éclectique et pharmacopexique des cellules. Revue de médicine. 1911, 2.

Regaud, Cl. et Favre, M. (1909), Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires striées. C. R. de l'Acad. d. Sc. T. 148, 1.

Dieselben (1910), Sur certains filaments, ayant probablement la signification de mitochondries, dans la couche génératrice de l'épiderme. C. R. de l'Acad. d. Sc. T. 150, 1.

Regaud, Cl. et Mawas, J. (1909, 1), Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol. T. 66.

Dieselben (1909, 2), Ergastoplasma et mitochondries dans les cellules de la glande sousmaxillaire de l'homme. C. R. Soc. Biol. T. 66.

Renaut, J. (1897), Note sur la structure des glands a mucus du duodénum (glandes de Brunner). Gaz. méd. de Paris. Année 50. Cit. nach Bensley (1903, 1).

Retzius, G. (1905), Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten II. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. 12.

Derselbe (1910), Über den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und im befruchteten Zustand. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. 15.

Rollet, A. (1871), Bemerkungen zur Kenntnis der Labdrüsen und der Magenschleimhaut. Untersuchungen aus dem Institute f. Physiol. und Histol. in Graz. Heft 2.

Romeis, R. (1913), Beobachtungen über die Plastosomen von Ascaris megalocephala wähernd der Embryonalentwickelung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81.

Rubaschkin, W. (1910), Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anat. Hefte. 125. Heft. (Bd. 41. H. 3.)

Russo, A. (1907), Sull' origine dei mitocondri e sulla formazione del deutoplasma nell' oocito di alcuni Mammiferi. Rend. R. Acc. Lincei. Roma.

Derselbe (1912), Aumento dei granuli protoplasmatici nell' oocito delle Coniglie iniettate con Lecitina usw. Arch. f. Zellforschung. Bd. 8.

Růžićka, V. (1907), Struktur und Plasma. Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch. Bd. 16.

Sachs, A. (1887), Zur Kenntnis der Magenschleimhaut in krankhaften Zuständen. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 24.

Saltzman, F. (1913), Studien über Magenkrebs u. s. w. Arbeiten aus dem Pathologischen Institut der Universität Helsingfors. N. F. Bd. 1. Heft 3 u. 4. Jena.

Samssonow, N. (1910), Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75.

Schaffer, J. (1891), Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. I. Duodenum, II. Dünndarm, III. Mastdarm. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Math. Naturwiss. Klasse. Wien. Bd. 100. Abt. 3.

Derselbe (1897), Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge, V. Mundhöhle-Schlundkopf, VI. Ösophagus, VII. Cardia. Ibid. Bd. 106. Abt. 3.

Derselbe (1898), Epithel und Drüsen der Speiseröhre. Vortrag. Wien. klin. Wochenschr. Nr. 22.

Schmidt, J. E. (1905), Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie einiger Zellarten der Schleimhaut des menschlichen Darmkanals. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66.

Schridde, H. (1905), Die Körnelungen der Lymphocyten des Blutes. Münchener med. Wochenschr. Nr. 26.

Schultze, O. (1911), Über die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz. Bd. 38.

Schwalbe, G. (1872), Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in den Darmwandungen, insbesondere der Brunnerschen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8.

v. Smirnow, A. E. (1906), Über die Mitochondria und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte. 96. Heft. (Bd. 32. H. 1.)

Socca, A. et Bensaude, R. (1900), Sur un cas de polyadénome de l'estomac à type brunnérien. Arch. d. méd. exp. T. 12.

Solger, B. (1894), Zur Kenntnis der secernierenden Zellen der Gland. submaxillaris des Menschen. Anat. Anz. Bd. 9.

Stöhr, Ph. (1881—1882), Zur Kenntnis des feineren Baues der menschlichen Magenschleimhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20.

Derselbe (1910), Lehrbuch der Histologie. 14. Aufl. Jena.

van der Stricht, O. (1904), La couche vitellogène et les mitochondries de l'œuf des Mammifères. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Jena. Anat. Anz. Bd. 25. Ergänzungsh.

Derselbe (1910), La structure de l'œuf des Mammifères. III. Partie. Mémoires publiés par la classe des sciences de l'Acad. royale de Belgique. Ser. 2. T. II.

Théohari, A. (1899), Existence de filaments basaux dans les cellules principales de la muqueuse gastrique. C. R. Soc. Biol. T. 51.

Tischler, G. (1906), Über die Entwickelung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 42.

Trautmann, A. (1910—1911), Panethsche Körnchenzellen bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 76.

v. la Valette St. George (1885), Spermatologische Beiträge. I. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.

Waldeyer, W. (1895), Die neueren Anschauungen über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 43, 44, 46, 48, 50.

Wallgren, A. (1911), Zur Kenntnis der Plasmastruktur der Plasmazelle. Festschr. f. Prof. Dr. E. A. Homén. Zieglers Beiträge. Bd. 51.

Wassilieff, A. (1907), Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Zimmermann, K. V. (1898), Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.

Zipkin, R. (1903), Beiträge zur Kenntnis der gröberen und feineren Strukturverhältnisse des Dünndarms von Inuus rhesus. Anat. Hefte. 71. Heft. (Bd. 23. H. 1.)

Zoja, L. und R. (1891), Über die fuchsinophilen Plastidulen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln 1/8.

Für die sorgfältige Arbeit bei der Ausführung der Zeichnungen spreche ich den Frl. A. Liljeroos und Hj. Nyberg meinen besten Dank aus. Frl. Nyberg hat die Figg. 1—5 und 36 ausgeführt, die übrigen sind von Frl. Liljeroos gezeichnet. Vergrösserung, wenn nicht anders angegeben, Leitz' Homogene Immers. $^1/_{12}$ (Apertur 1,50) und Ocular 4 (nicht Comp.); Färbung in Fig. 12 Eisenhämatoxylin, in den übrigen Bendas sulfalizarinsaures Natrium-Kristallviolettmethode.

Figg. 1—5. Ösophagusdrüsenzellen beim Hunde.

Fig. 1. Ruhestadium. Ein cytoplasmatisches Netzwerk mit grossen unregelmässigen Maschen durchzieht die Zellen. In diesem eingeschlossen finden sich Chondriosomen nicht nur in den Knotenpunkten, sondern auch anderswo.

Figg. 2—5 zeigen uns verschiedene Sekretionsphasen von Ösophagusdrüsenzellen des Hundes nach Pilocarpininjektion. Vergrösserung: Zeiss' Homog.-Immers. $^1/_{12}$ (Apertur 1,5). Comp. ocular 8. Zellbasis = Zb.

Fig. 2. Erschöpfungsstadium von einer Ösophagusdrüsenzelle nach maximaler sekretorischer Tätigkeit infolge der Pilocarpinwirkung. Die Chondriosomen sind aus dem grössten Teile der Zelle verschwunden und finden sich nur in spärlicher Zahl in der Zellbasis (Zb.). Der Kern ist nicht sichtbar.

Die folgenden Figg. 3—5 zeigen verschiedene Erholungsstadien nach maximaler Erschöpfung.

Fig. 3. Gruppe von Zellen nach beginnender Regeneration der Zellstruktur. Im basalen Teile zahlreiche grobe Chondriosomen, welche der Hauptsache nach in der Längsrichtung angeordnet sind. Die einzelnen Chondriosomen anastomosieren sowohl der Länge als der Quere nach. Die Kerne (K) nehmen nicht mehr eine Stellung in der äussersten Basis der Zelle ein, wie in Ruhestadien, sondern sind weit nach dem anderen Pole der Zelle verschoben. Sie befinden sich an der Grenze zwischen dem chondriosomenfreien äusseren und dem chondriosomenhaltigen basalen Zellteile.

Fig. 4. Noch weiter gegangene Restitution. Der Zellkern (K) ist von seinem gewöhnlichen Platz in der äussersten Zellbasis nach der äussersten Spitze der Zelle versetzt.

Fig. 5. Noch weiter gegangene Erholung. Der Zellkern (K) befindet sich jetzt mitten im Zellkörper. Die Chondriosomen sind stellenweise auseinander gedrängt; die Zelle hat begonnen sich mit Sekret zu erfüllen, das sich in Vacuolen sammelt.

Figg. 6—16. Fundusdrüsenzellen.

Fig. 6. Vom Grunde eines Fundusdrüsenganges beim Menschen. Vier Hauptzellen und eine Belegzelle (Bz). Die Hauptzellen enthalten zahlreiche Sekretgranula. Besonders in der basalen sekretgranulaarmen oder -freien Abteilung der Zelle, aber auch in übrigen Teilen der Zelle, finden sich zahlreiche, sehr feine Chondriosomen, hauptsächlich in Reihen nacheinander (Chondriomiten), parallel mit der Hauptachse der Zelle angeordnet.

Fig. 7. Zwei Hauptzellen vom Hunde. 2 Stunden nach subcutaner Atropininjektion. Die Zellgrenzen sind undeutlich, Kerne nicht sichtbar. Die links gelegene Zelle enthält in ihrer am Drüsenlumen gelegenen Abteilung zahlreiche Sekretgranula von verschiedener Grösse. Ausser den Sekretkörnern finden sich in der Zelle Chondriosomen von verschiedener Länge und Grösse, welche hauptsächlich dieselbe Richtung haben wie die Hauptachse der Zelle. Einige Chondriosomen zeigen knospenartige Anschwellungen. In der rechts gelegenen Zelle bilden die Chondriosomen in der Zellbasis (Zb) ein deutliches Netzwerk mit groben und unregelmässigen Maschen.

Fig. 8. Querschnitt eines Fundusdrüsenganges vom Kaninchen, zwei Stunden nach reichlicher Mahlzeit. In den Hauptzellen finden sich spärliche Sekretgranula und zahlreiche, hauptsächlich parallel mit der Hauptachse der Zelle verlaufende Chondriosomen (Chondriomiten und Chondriokonten).

Figg. 9 und 10. Fundusdrüsenzellen beim Kaninchen, zwei Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Fig. 9 Querschnitt und Fig. 10 Längsschnitt eines Drüsenganges. Lebhafte Sekretgranulabildung. In den Chondriosomen (Chondriokonten) finden sich zahlreiche knospenförmige Anschwellungen (Plasten), deren Querschnitt viel grösser ist als der der Chondriosomen.

Die Knospenbildung ist viel reichlicher in der äusseren, d. h. in der am Lumen gelegenen Abteilung der Zelle. Frei im Cytoplasma gelegene Sekretgranula sind selten.

Fig. 11. Hauptzelle vom Fundusteile desselben menschlichen Magens, von dem die in Fig. 6 wiedergegebenen Zellen herstammen. Vergrösserung: Leitz' homogene Immers. $^1/_{12}$ (Apertur 1,5), Comp. Oc. 8. Reichliche Sekretgranulabildung. Zahlreiche, hauptsächlich in der Richtung der Hauptachse verlaufende Chondriosomen (meistenteils Chondriokonten), in denen viele knospenförmige Anschwellungen (Plasten), sowohl in der Kontinuität als an den Enden der Chondriosomen, sichtbar sind.

Fig. 12. Von einem längsgeschnittenen Fundusdrüsengange des Kaninchens, $4^1/_2$ Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Die Zahl der Chondriosomen

sehr reduziert. Zahlreiche Anschwellungen (Plasten) in den Chondriosomen, besonders in der Nähe des Drüsenlumens. Färbung Eisenhämatoxylin.

Fig. 13. Von einem längsgeschnittenen Fundusdrüsengange beim Hunde. 3 Stunden nach Pilocarpininjektion. Die Chondriosomen in den Hauptzellen sind in kleine Fragmente zerfallen. Die Sekretkörner kleiner als gewöhnlich und schwer von den Chondriosomen zu unterscheiden.

Fig. 14. Querschnitt von einem Fundusdrüsengange eines menschlichen, vollentwickelten Embryos. Die Kerne von beträchtlicher Grösse. In den Hauptzellen finden sich zahlreiche Chondriosomen, aber keine Sekretgranula.

Figg. 15—16. Belegzellen vom Kaninchen. Vergrösserung wie in Fig. 11.

Fig. 15. Ruhestadium. In der Zelle liegen dicht aneinander Granulabildungen von verschiedener Form und Grösse, welche teilweise isoliert im Cytoplasma liegen, teilweise in grösserer oder kleinerer Zahl miteinander zusammenhängen.

Fig. 16. 1 Stunde nach reichlicher Mahlzeit. Im Zelleibe grosse Vacuolen, in denen keine Chondriosomen vorkommen. Auch an Stellen, wo keine Chondriosomen in den centralen Teilen der Zelle zu finden sind, beobachtet man wenigstens eine dünne Schicht von Chondriosomen in der äussersten Peripherie der Zelle.

Figg. 17—20. Ventrikelepithelzellen.

Fig. 17. Längsgeschnittene Oberflächenepithelzellen vom menschlichen Magen. In den Zellen unterscheidet man zwei scharf abgegrenzte Zonen: „das Oberende“, am Lumen gelegen, in diesen Zellen von beträchtlicher Grösse, enthält keine Chondriosomen, welche dagegen überall in der basalen, grösseren Abteilung der Zelle zu finden sind in der Form von parallel mit der Hauptachse der Zelle verlaufenden Chondriomiten. Die Chondriosomen finden sich ziemlich gleichmässig in der ganzen Zelle zerstreut. Die Grenze zwischen der granulahaltigen Zone und dem granulafreien Oberende ist sehr scharf.

Fig. 18. Oberflächenepithelzellen aus dem Fundusteile eines Kaninchenventrikels; 1 Stunde nach reichlicher Mahlzeit. Das Oberende enthält keine Chondriosomen. In der basalen Abteilung finden sich Chondriosomen in Längsreihen (Chondriomiten) in dichterer Anhäufung zwischen dem Oberende und der basalen Zone.

Fig. 19. Oberflächenepithelzellen vom Pylorusteile eines Hundeventrikels; 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Dichte Anhäufung von Chondriosomen zwischen dem Oberende und der basalen Zellabteilung. Die Chondriosomenreihen, welche hauptsächlich einen längenparallelen Verlauf haben, zeigen bemerkenswerte Abweichungen von dieser Richtung.

Fig. 20. Eine hohe und schmale Magenoberflächenepithelzelle von einem menschlichen, vollentwickelten Embryo. Das Oberende ist gross. In demselben keine Chondriosomen. In der basalen Zone spärliche Chondriosomen in längsverlaufenden Reihen.

Figg. 21—25. Pylorusdrüsenzellen.

Fig. 21. Längsschnitt von einem Pylorusdrüsengange des Menschen. Ruhestadium. Die Zellkerne in der äussersten Basis der Zelle. Durch die Zellen zieht ein dichtes Netzwerk von schwach gefärbten Fäden, die unregelmässige Maschen bilden. In den Fäden des Netzwerkes finden sich Chondriosomen eingeschlossen, nicht nur an den Knotenpunkten, sondern auch anderswo.

Fig. 22. Pylorusdrüsenzelle von der intermediären Zone zwischen den Pylorus- und Fundusteilen eines menschlichen Ventrikels. Granulaförmige Chondriosomen durch Protoplasmafäden miteinander verbunden. Die Protoplasmafäden (Teile des intergranulären Netzwerkes) sind hier stärker gefärbt.

Fig. 23. Querschnitte eines Pylorusdrüsenganges vom Hunde. 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Die Kerne sind klein, dicht gegen die Membrana propria gedrückt. Auch hier findet sich ein Netzwerk von Fäden mit unregelmässigen Maschen. In dem Fädchensystem finden sich Chondriosomen eingeschlossen.

Fig. 24. Längsschnitt vom Grunde eines Pylorusdrüsenganges beim Hunde. 3 Stunden nach Pilocarpininjektion. Strukturverhältnisse wie im vorigen Stadium.

Fig. 25. Querschnitte vom Pylorusdrüsengange eines vollentwickelten menschlichen Embryos. Die Kerne sind gross. Weicht von den vorigen Abbildungen dadurch ab, dass beim Embryo das protoplasmatische Netzwerk und die Chondriosomen an einigen Stellen fehlen, wodurch in den Zellen helle Flecken sichtbar sind, welche keine Chondriosomen enthalten.

Figg. 26—28. Brunnersche Drüsenzellen.

Fig. 26. Von einem Brunnerschen Drüsengange. Duodenum des Hundes. Ruhestadium. Die Ähnlichkeit mit den Zeichnungen von Pylorusdrüsenzellen sehr gross. Die Kerne dicht an die Membrana propria gedrückt. Die Zellen durchzieht ein Netzwerk von Fäden, unregelmässige Maschen bildend. In den Fäden sind Chondriosomen eingeschlossen.

Fig. 27. Brunnersche Drüsenzellen vom Hunde. 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Die Drüsenzellen waren in diesem Falle auffallend gross. Die Zellstruktur, besonders die Chondriosomen traten sehr deutlich hervor. Das fädige Netzwerk mit eingeschlossenen Chondriosomen ist in der ganzen Zelle beibehalten. Bei × finden sich dunkler gefärbte schmale Scheiben, von denen die eine an der Basis einen Kern enthält. Wahrscheinlich sind es zugrundegehende Zellen, welche nicht mehr Chondriosomen enthalten.

Fig. 28. Zwei Zellen aus einem Ausführungsgange der Brunnerschen Drüse beim Hunde. 8 Stunden nach der Mahlzeit.

Figg. 29—44. Darmepithelzellen.

Figg. 29—31. Panethsche Zellen.

Fig. 29. Längsschnitt vom Grunde einer Lieberkühnschen Crypte vom Dünndarm des Menschen. Vier Zellen sind gezeichnet, von denen drei Sekretgranula enthalten und also den Panethschen Zellen entsprechen,

während eine Zelle (mit × bezeichnet) sekretgranulafrei ist. Ausser den gröberen Sekretgranulis finden sich in den Granulazellen viel feinere Chondriosomen in allen Teilen der Zelle, zahlreicher aber in den basalen Abschnitten, wo keine oder wenige Sekretkörner zu finden sind. Die Chondriosomen zeigen zum Teil typische Chondriomitenanordnung in Längsreihen parallel mit der Hauptachse der Zelle.

Fig. 30. Vom Grunde einer Lieberkühnschen Crypte. Ileum vom Kaninchen. Neben zahlreichen Sekretkörnern von verschiedener Grösse sind Chondriosomen sichtbar im ganzen Zelleibe, sogar zwischen den Sekretkörnern. In einigen Chondriosomen sieht man knospenartige Verdickungen (Plasten Pl.). Kerne sehr undeutlich hervortretend.

Fig. 31. Zellengruppe von der Mitte einer Lieberkühnschen Crypte; Ventrikelanomalie beim Menschen (Kolsters Fall). Härtung: $3^1/_2$ Kaliumbichromatlösung + 10% Formollösung. Weitere Behandlung nach Kolsters Vorschrift (Methode I): Beizung eine Woche lang in Kolsters Kaliumbichromat-Chromalaunlösung als Schnitt im Brutschrank usw. Eine gewöhnliche Darmepithelzelle mit schmalem Cuticularsaum; daneben eine Zelle vom Panethschen Typus mit vielen groben Sekretkörnern dem Lumen nahe angehäuft, in den übrigen Teilen der Zelle finden sich längsverlaufende Chondriosomen, teilweise von verhältnismässig grobem Kaliber.

Fig. 32. Vom Grunde einer Lieberkühnschen Crypte. Duodenum des Hundes. Hungerstadium. Die Zellen dicht besetzt mit ziemlich groben, längsverlaufenden Chondriosomen, von denen einige sich unter spitzem Winkel teilen. Keine Sekretgranula.

Fig. 33. Wie die vorige Figur aus dem Dickdarme des Hundes. Hungerstadium. Dieselben Strukturverhältnisse wie in der Fig. 24.

Fig. 34. Gruppe von längsgeschnittenen Zellen aus dem eben oberhalb des Fundusteiles einer Lieberkühnschen Crypte gelegenen Abschnitte. Duodenum des Hundes. Hungerstadium. Niedrige Zellen mit grossen Kernen. Die Chondriosomen unregelmässig angeordnet; sie liegen meistenteils nicht frei, sondern hängen in grösserer oder kleinerer Zahl miteinander zusammen. Der Schnitt ist unregelmässig dick; die mittlere Zelle dünner geschnitten als die äusseren Zellen. Auf der verschiedenen Schnittdicke beruht das variierende Aussehen der Chondriosomen in den verschiedenen Teilen der Figur.

Fig. 35. Oberflächenepithelzellen vom Dünndarme des Menschen. Ruhestadium. Chondriosomen finden sich in allen Teilen der Zelle mit Ausnahme einer kleinen, immer vorhandenen chondriosomenfreien Zone eben unterhalb des Stäbchensaumes. Die Chondriosomen sind äusserst feine Bildungen, liegen meistenteils in längsverlaufenden Chondriomitenreihen und sind ziemlich gleichmässig in der ganzen Zelle verteilt. Auch eine Becherzelle (Bz) ist gezeichnet. Im Schleimbecher keine Chondriosomen. In den übrigen Teilen der Zelle finden sich dagegen Chondriosomen.

Fig. 36. Oberflächenepithelzellen vom Duodenum des Hundes. Hungerstadium. Die Chondriosomen sind viel gröbere Bildungen als beim Menschen,

sind gleichmässig in der ganzen Zelle verteilt, mit Ausnahme einer kleinen Zone unterhalb des Stäbchensaumes, die keine Chondriosomen enthält.

Fig. 37. Oberflächenepithelzellen aus der Duodenalschleimhaut des Hundes. 8 Stunden nach reichlicher Mahlzeit. Augenfällig ist die dichtere Anhäufung von grossen, scharf gefärbten Chondriosomen eben unterhalb der chondriosomenfreien Zone im Zellenhaupte. Die Ähnlichkeit mit Fig. 19, Oberflächenepithelzellen vom Pylorus des Hundes 8 Stunden nach der Mahlzeit, ist auffallend.

Fig. 38. Zellengruppe von der Mitte einer Lieberkühnschen Crypte. Colon des Hundes. Zwei Becherzellen (Bz) mit grossen Schleimbechern, welche keine Chondriosomen enthalten. Dagegen finden sich Chondriosomen in dem basalen, nicht Schleim enthaltenden Teile der Zelle.

Fig. 39. Eine Becherzelle aus der Duodenalschleimhaut des Hundes. Hungerstadium Vergrösserung in Fig. 39 wie in den Figg. 40, 41, 44 Leitz' homogene Immers. $^{1}/_{12}$ (1,5 mm Apertur), Comp. Oc. 8. Im Schleimbecher keine Chondriosomen; solche finden sich im übrigen Teile der Zelle, jedoch spärlicher als in gewöhnlichen Darmepithelzellen.

Fig. 40. Querschnitt von Oberflächenepithelzellen in Kernhöhe aus der Duodenalschleimhaut des Hundes. Hungerstadium. Im Engpass zwischen dem Kerne und der Zellwand quergeschnittene Chondriosomen, welche oft durch Querbrücken miteinander zusammenhängen.

Fig. 41. Oberhalb der Kerne quergeschnittene Duodenalepithelzellen des Hundes. Quergeschnittene Chondriosomen, welche oft durch Querbrücken miteinander zusammenhängen. Zuweilen bilden die Chondriosomen mit ihren Quergliedern Ringe.

Fig. 42. Längsgeschnittene Oberflächenepithelzellen aus der Duodenalschleimhaut des Hundes. Hungerstadium. Die Chondriosomenreihen zeigen charakteristische Abweichungen von dem längsparallelen Verlauf.

Fig. 43. Oberflächenepithelzellen aus der Duodenalschleimhaut des Hundes. 8 Stunden nach der Mahlzeit. Dünner Schnitt. Die Zellen enthalten in ihrem supranucleären Teile mehr Chondriosomen als die in der vorigen Zeichnung. Einige Struktureigentümlichkeiten, wie Abweichung der Chondriosomenreihen von der längenparallelen Anordnung, Verzweigungen usw., kommen deutlich zum Vorschein.

Fig. 44. Zellen von demselben Präparate wie die vorige Zeichnung. Einige Struktureigentümlichkeiten kommen in dieser Zeichnung vor, wie die Ringbildung und Verzweigung der Chondriosomen. Zu bemerken ist, dass oberhalb der Kerne so wenig Chondriosomen zu finden sind.

Aus dem anatomischen Institut (Laboratorium von Professor Broman), Lund.

ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES MENSCHLICHEN RECTUMS.

VON

HENRIK HOLMDAHL
ASSISTENT.

Mit 17 Abbildungen im Texte.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich Herrn Prof. I. Broman. Er wies mich besonders auf die Entwickelung der Sinus rectales hin, als einer eingehenderen und genaueren Untersuchung wert. Wenngleich aber diese Untersuchung das Rectum in seiner Gesamtheit behandelt, konzentriert sich jedoch das Hauptinteresse um die Entwickelung der Sinus rectales. Prof. Broman hat mir nicht nur die Anregung zu dieser Arbeit gegeben; auch nur durch sein Wohlwollen und Entgegenkommen bin ich in die Lage gesetzt worden, sie auszuführen. Sein Laboratorium hat mir stets offen gestanden und von dem dort befindlichen reichen embryologischen Material habe ich alles bekommen, was ich zu meiner Untersuchung brauchte, sowohl fertige Serien als ganze Fetus, für welches alles ich ihm zur grössten Dankbarkeit verpflichtet bin. Ausserdem will ich ihm auch meinen Dank sagen für die Hilfe, die er bei der Ausführung dieser meiner Erstlingsarbeit geleistet hat.

Die Entwickelung des Rectums bezieht sich in dieser Untersuchung nur auf menschliches Material. Wenn ich später Zeit und Gelegenheit dazu bekomme, hoffe ich die Rectumentwickelung im Lichte der komparativen Anatomie weiter verfolgen zu können.

Ehe ich zu der Schilderung meiner Untersuchung übergehe, müssen wir den Begriff Rectum feststellen. Oder, um es in einer Frage zu formulieren: welcher anatomischer Teil des Verdauungskanales stellt das Rectum dar?

Die Antwort finden wir vielleicht am besten dadurch, dass wir eine geschichtliche Darstellung früherer Untersuchungen über das Rectum geben, da sich diese sehr oft mit anatomischen Bestimmungen des Rectums beschäftigen.

Intestinum rectum ist die Übersetzung des Gallenischen ἀπευθυσμένον ἔντερον. Bekanntlich ist doch dieser Teil des Darmes beim Menschen nicht gerade (rectus). Hyrtl hat auch richtig bemerkt, dass Galen den Enddarm mit diesem Namen bezeichnete, weil er nur Tiere untersuchte. Und wie Mladenowitsch vor einigen Jahren (1907) gezeigt hat, ist dieser bei Schaf, Ziege, Schwein, Hund und Katze ein wahres Intestinum rectum.

Da also beim Menschen das Rectum nicht seinen Namen entspricht, können wir nicht seine Form zugrunde seiner Abgrenzung legen. Ich will hier nicht den langen Weg gehen, den die Anatomen zurückgelegt haben, um eine endgültige Abgrenzung und Bestimmung des Rectums zu finden. Schilderungen davon finden wir bei Fischl (1890), Merkel (1900), Paterson (1909), Symington (1911) u. a. In der „klassischen“ Beschreibung von Sanson umfasst das Rectum den ganzen Teil des Verdauungsrohres, der in der Pelviskavität liegt und sich von der Synchondrosis sacroiliaca bis zur Analöffnung streckt. Der Teil aber, welcher mit Mesocolon versehen ist, wurde indessen bald von den Anatomen als dem Rectum nicht zugehörig ausrangiert. Treves (1885) machte zuerst auf die natürliche Abgrenzung des Rectums, die die Peritonealbekleidung bildet, aufmerksam. Wenn auch später mehrere Anatomen sich mit mehr oder weniger Deutlichkeit für die klassische Beschreibung Sansons ausgesprochen haben

(Fischl 1890, Jonnesco 1892, Gally 1893, Kopsch 1909), ist doch von der Mehrzahl der Anatomen (Treves 1885, Ovis 1887, Symington 1888, v. Samson 1892, Testut 1893, Jonnesco 1895, Waldeyer 1899, Merkel 1900, Paterson 1909, Wood Jones 1911) die obere Grenze des Rectums beim dritten Sacralwirbel angenommen worden, da der Dickdarm von dort ab von dem Bauchfell nicht mehr ganz umgeschlossen ist. Diese Grenze scheint mir morphologisch wohlbegründet zu sein, da mehrere Anatomen (Amusat 1839, Richet 1857, Bauer 1853, Otis 1887, Gally 1893, Jonnesco 1895) eben bei dieser Stelle eine deutliche Einziehung des Darmes konstatiert haben, die von Gally als ein Collet d'ampoule bezeichnet worden ist.

Wenn wir also die Grenze des Rektums proximal so gut wie festgestellt betrachten können, ist dagegen die Frage von der distalen Grenze noch offen. Mit Symington (1888 und 1911) die distale Grenze des Rectums am Ende der Ampulle zu ziehen, scheint mir weder entwickelungsgeschichtliche noch anatomische Gründe für sich zu haben. Der sich vom dritten Sacralwirbel bis zur Analöffnung erstreckende Darmteil besteht ja aus zwei entwickelungsgeschichtlich getrennten Teilen, einem entodermalen und einem ectodermalen. Diese Einteilung ist es aber nicht, die Wood Jones (1911) zugrunde legt, als er aus entwickelungsgeschichtlichen Gründen das Rectum in „old rectum" oder „pelvic portion" und „perineal part" zerlegt. W. Jones „perineal part" fällt wahrscheinlich mit Symingtons „anal canal" zusammen. Meines Erachtens ist aber die Grenze unmöglich zu ziehen, wo „old rectum" endigt und „perineal part" anfängt, da dieser letztere Teil sowohl von der entodermalen als von der ectodermalen Cloake gebildet wird.

Und wie Symington (1911) die Sphinctermuskulatur und die Formenveränderung, die diese am unteren Teile des

Enddarmes hervorbringt, bei der Begrenzung des Rectums distal den Ausschlag geben zu lassen, scheint mir um so mehr ungereimt, als das Rectum von alters her (Galen, Glisson, Morgagni, Heister u. a.) den untersten Teil des Verdauungsrohres bezeichnet hat und jetzt mit der Symingtonschen Nomenklaturänderung enden würde, ehe dieses Kanalsystem die natürliche Begrenzung gewonnen hätte, die die Sphinctermuskulatur darstellt.

Als Rectum bezeichne ich also denjenigen Teil des Darmes, der bei dem dritten Sacralwirbel anfängt und bei der Analöffnung an der Oberfläche des Perineums endigt. So definiert, ist das Rectum von sämtlichen Anatomen in zwei Teile geteilt, wenn auch einige Verwirrung in der Nomenklatur herrscht (Wood Jones, Waldeyer, Symington). Die beste scheint mir die von Merkel (1900) angegebene, nach welcher der obere Teil seiner ampullförmigen Anschwellung zufolge „Pars ampullaris recti“ und der untere, in Anus mündende, „Pars analis recti“ genannt wird.

Mit derjenigen Definition des Rectums, die ich oben gegeben habe, rechne ich seine ontogenetische Entwickelungsgeschichte von der Zeit ab, wo die ecto- und entodermalen Cloaken miteinander in Verbindung getreten sind. Dies geschieht bekanntlich bei einem etwa 33 mm langen Embryo, indem die Kloakenmembrane zerbricht. Meines Erachtens kann man erst dann von Rectum als solches sprechen.

Frühere Untersuchungen.

Was die äussere und innere Form des Rectums betrifft, war Houston (1830) der erste, welcher feststellte, dass das Rectum keinen gleichmässigen und ununterbrochenen Kanal bildete, sondern vielmehr in der Regel mit drei oder vier quergehenden Falten, der Plicae transversales, versehen war, die sich alternierend an der rechten, linken und rechten Rectalwand befanden und auch in der äusseren Kontur des Rectums hervortraten. Spätere Anatomen (O'Beirne 1833, Velpeau 1837, Malgaigne 1838, Kohlrausch 1854, Baur 1863, Hyrtl 1871, Henle 1872, Laimer 1883, Otis 1887 u. 97, Bodenhamer 1880 u. 91, Fischl 1890, Gerlach 1891, Gegenbaur 1899, Cooke 1900, Bourland 1903, Paterson 1909, Symington 1888 u. 1911) haben in ihrer Beschreibung über diese Falten und in der Diskussion über ihre Bedeutung im Grossen gesehen die Richtigkeit von Houstons Beobachtung konstatiert, wenn auch durch diese Untersuchungen deutlich hervorgeht, dass grosse Variationen in der Entwickelung dieser Falten stattfinden.

Am unteren Teil des Rectums, der Pars analis, beschrieben Morgagni (1723) und Glisson (zit. nach Bodenhamer 1888) einige längsgehenden, permanenten Falten, die von ihnen „ani valvulae semilunares" genannt wurden, später aber nach ihrem Entdecker Columnae oder Plicae Morgagni heissen. Zwischen ihnen gibt es Einsenkungen, die Fischl (1890) Lacunae Morgagni nannte und die nach demselben Verfasser und Anderen unter Umständen Fäcalpartikeln aufsammeln können und auf diese Weise die Ursache zu Ulzerationen der Schleimhaut mit daraus folgenden Defäcationsbeschwerden werden.

Wie der ganze Dickdarm steht bekanntlich das Rectum den Dünndärmen in der Entwickelung nach (Forssner u. a.). Auch wissen wir, dass von dem Dickdarm das Rectum dem Colon in Zunahme an Grösse und Differenzierung im voraus geht. Bei einem Fetus von 37 mm fand Lewis (1911) die transversale Achse des Rectums verlängert, im Lumen sekundäre Ausbuchtungen und die äussere Peripherie des Epithelrohres nicht mehr kreisrund, sondern mit Einbuchtungen versehen. Der Querschnitt vom Rectum zeigte in diesem Stadium bis zu sechs Falten. Diese waren von längsgehenden Mesenchymfalten verursacht, die das Epithel in das Lumen hineinbuchteten. Bei einem Fetus von 75 mm fand Pazelt reichlich mit Becherzellen im Epithel und einen herausgebildeten Cuticularsaum. Die zirkuläre Muskelschicht tritt nach Lewis im Dickdarm zuerst in dem Rectum auf und die Differenzierung des Mesenchyms schreitet von dort ab cranialwärts fort. Bei einem Fetus von 42 mm fand er den ganzen Dickdarm mit einer zirkulären Muskelschicht versehen, während diese doch an den oberen Teilen der Dünndärme schon bei einem Fetus von 15 mm deutlich ausgesprochen ist. Die Längsmuskulatur tritt erst später auf. Bei einem Fetus von 99 mm fand Lewis das Rectum damit versehen. Eine deutliche Schicht von einer Muscularis mucosae konstatierte er bei einem Fetus von 187 mm.

Schon früh zeigt das embryonale Rectum ausgebildete Plicae transversae. Baur und Charpy fanden sie bei Feten in resp. 4.—5. und 6. Embryonal-Monaten. Merkel betrachtet den Anfang des 5. Embryonalmonats als den frühesten Zeitpunkt, um sie konstatieren zu können, da der Dickdarm früher leer und zusammengefallen ist. Die Ursache zur Entstehung der Plicae transversae erklärt er als unbekannt. Lewis fand Plicae transversae schon bei einem Fetus von 12 cm.

Die Längsfalten, welche Lewis in das Lumen des Rectums bei einem Fetus von 37 mm konstatierte, sollen nach Berry und Forssner ein Stadium in der Villusbildung sein. Im 4. Embryonalmonate ist schon der ganze Darmkanal, und zwar auch das Rectum, mit Darmzotten versehen. Die Zotten verschwinden dann allmählich im ganzen Dickdarm. Im 9. Embryonalmonate ist von ihnen nichts mehr zu sehen.

Die Ampullbildung des Rectums soll nach Bodenhamer (1884) eine postembryonale Erscheinung sein, die erst dann eintritt, wenn die Defäcation durch den Einfluss des Willens verhindert wird.

Eigene Untersuchungen.

Material und Untersuchungsmethode.

Zum Zwecke meiner Untersuchung habe ich Rekonstruktionsmodelle des Rectums von menschlichen Embryonen verschiedener Stadien hergestellt. Dabei sind mir vier Schnittserien folgender Entwickelungsstadien zur Verfügung gestellt worden:

Embryo-Nr.	Länge	Schnittdicke
I	33 mm	15 μ
II	50 mm	10 μ
III	130 mm	20 μ
IV	280 mm	15 u. 20 μ

Sämtliche Präparate waren nach Härtung in Paraffin eingebettet, dann in Serienschnitte zerlegt und mit Hämatoxy-

lin-Eosin gefärbt worden. Mein Anfangsstadium stellt das früheste Stadium dar, in welchem die Cloakenmembrane zerbrochen ist, und also das Rectum in seiner definitiven Ausdehnung vorhanden ist.

Bei der Herstellung der Rekonstruktionsmodelle habe ich die Bornsche Rekonstruktionsmethode benutzt, wie sie von Peter (Die Methoden der Rekonstruktion, 1906) beschrieben worden ist. Bei der Zusammensetzung der Modelle habe ich das Epithel von dem darunterliegenden Gewebe losgemacht, um einen besseren Überblick über die Entwickelung des Epithels zu bekommen. Durch die Rekonstruktion des Muskelrohres habe ich eine Darstellung der Formbildung des Rectums in verschiedenen Stadien bekommen.

Meine erste Rekonstruktion ist von dem Rectum eines Fetus von 33 mm. Die Modelle von Epithel- und Muskelrohren wurden in hundertfacher Vergrösserung hergestellt (in den Fig. 1, 2, 3 u. 4 4-fach verkleinert wiedergegeben).

Das nächste Stadium ist ein Fetus von 5 cm. Hier benutzte ich bei der Rekonstruktion fünfzigfache Vergrösserung (in den Fig. 5 u. 6 $1^1/_4$-fach verkleinert wiedergegeben). Da das Epithel infolge der unvollkommenen Fixierung am oberen Teil des Rektums sich von der Submucosa losgemacht hatte, konnte ich in diesem Stadium nicht das Rectum in seiner ganzen Ausdehnung darstellen.

Die Schnitte dieser zwei ebenerwähnten Stadien sind in der Querrichtung des Rectum gelegt.

Das folgende Stadium stellt das Rectum von einem Fetus von 13 cm dar. In dieser Schnittserie war das Rectum in der Frontalebene längsgeschnitten. Die Modelle wurden in fünfzigfacher Vergrösserung hergestellt (in den Fig. 7, 8, 9, 11 u. 12 $3^1/_3$-fach verkleinert wiedergegeben).

Meine letzten Rekonstruktionsmodelle sind von einem Fetus am Ende des sechsten Embryonalmonates, 28 cm lang.

Dieser Fetus hatte — obgleich er etwa vier Monate zu früh geboren worden war — doch ein paar Tage nach der Geburt gelebt. Die Modelle wurden in 25-facher Vergrösserung hergestellt (in den Fig. 13 u. 15 $2^1/_2$-fach und in Fig. 14 5-fach verkleinert wiedergegeben).

Ausserdem habe ich die Entwickelung des Rectums makroskopisch untersucht und zwar auf Medianschnitte von Feten in den 9. und 10. Embryonalmonaten. Die Feten sind von resp. 40 und 50 cm Totallänge. Die Abbildungen dieser Präparate sind in zweifacher Vergrösserung gemacht worden (Fig. 16 und 17).

Sämtliche Photographien der hier abgebildeten Rekonstruktionsmodelle und die Zeichnung verdanke ich Herrn Präparator O. Mattsson.

Beschreibung der Stadien.

Beim Fetus von 33 mm zeigt sich das Rectum noch als ein fast vollständig gerades Rohr. Nur eine leichte Bogenform mit der Konvexität nach hinten ist zu konstatieren. Diese Krümmung entspricht den äusseren Konturen des Fetus. Wie Lewis bei einem Fetus von 37 mm die Verlängerung der transversalen Achse des Lumens konstatierte, sehe ich dieses Verhältnis deutlich ausgesprochen auf diesem früheren Stadium in der ganzen Ausdehnung des Rectums. Am unteren Teil des Rectums ist aber nicht nur die transversale Achse verlängert sondern auch die sagittale, und zwar diese viel mehr als jene, was hier eine deutliche ampullförmige Auftreibung zur Folge hat. Diese zeigt sich sowohl auf dem Epithel, als auf dem Muskelrohr. Daraus wäre aber vielleicht etwas übereilt eine Ampullbildung beim Rectum schon auf diesem frühen Stadium mit Sicherheit konstatieren zu wollen. Jedoch scheint mir die

Form des Rectums in dieser Rekonstruktion (Fig. 1 u. 3) sehr für solch eine Annahme zu sprechen. Dieselbe bekommt ausserdem eine starke Stütze durch die neulich von Broman (1913) gemachte Beobachtung von einer Ampulla recti bei Robbenembryonen.



Fig. 1.
Das Epithelrohr von rechts gesehen.
$\frac{25}{1}$.



Fig. 2.
Das Epithelrohr von vorn gesehen.
$\frac{25}{1}$.

Das Rectum von einem 33 mm langen Embryo.

Das Lumen ist auf diesem frühen Stadium nicht zusammengefallen, sondern steht, trotzdem dass es leer ist, weit offen und ist ziemlich gross besonders bei der ampullförmigen Erweiterung. Dies Verhältnis findet, wie mir scheint, seine Erklärung durch die Festigkeit der Beckenwände, die wohl zur Folge hat, dass das Rectum nicht unter denselben Kompressionsverhältnissen steht wie der übrige Darmkanal. In das Lumen dringen drei deutliche, wenn auch nicht hohe, Falten hinein. Diese sind wohl grösstenteils von dem Mesenchym zustandegebracht, das sich in längsgehenden Erhöhungen in das Epithel

hineindringt. Die zwei Falten an der hinteren Rectalwand tönen gegen die Ampullbildung ab; die Falte an der vorderen Wand ist dagegen in der ganzen Ausdehnung des Rectums vorhanden.

Das Epithel ist ein zweischichtiges Cylinderepithel und zeigt keine besondere Differenzierung. Die stärker gefärbte Epithelgrenze gegen das Lumen markiert vielleicht eine be-



Ampulla recti

Fig. 3.
Das Muskelrohr von rechts gesehen. $\frac{2.5}{1}$.



Ampulla recti

Fig. 4.
Das Muskelrohr von vorn gesehen. $\frac{2.5}{1}$.

Das Rectum von einem 33 mm langen Embryo.

ginnende Bildung von Cuticularmembran. Die zirkuläre Muskelschicht ist deutlich ausgebildet. Die Entstehung der längsgehenden Muskelschicht ahnt man in den quergeschnittenen, zirkelrunden Kernen, die man im Schnitt zwischen den längs geschnittenen Gewebselementen der Serosa und der zirkulären Muskelschicht sieht.

Im folgenden Stadium, einem Fetus von 5 cm, zeigt das Lumen dasselbe Verhältnis mit Verlängerung an der trans-

versalen Achse und am unteren Teil des Rectums mit einer Vergrösserung der sagittalen Achse, was auch hier zu einer anfangenden Ampullbildung Anlass gibt. Das Lumen steht offen und ist gross (Fig. 5 u. 6: 1. Die Form des Lumens). In das-

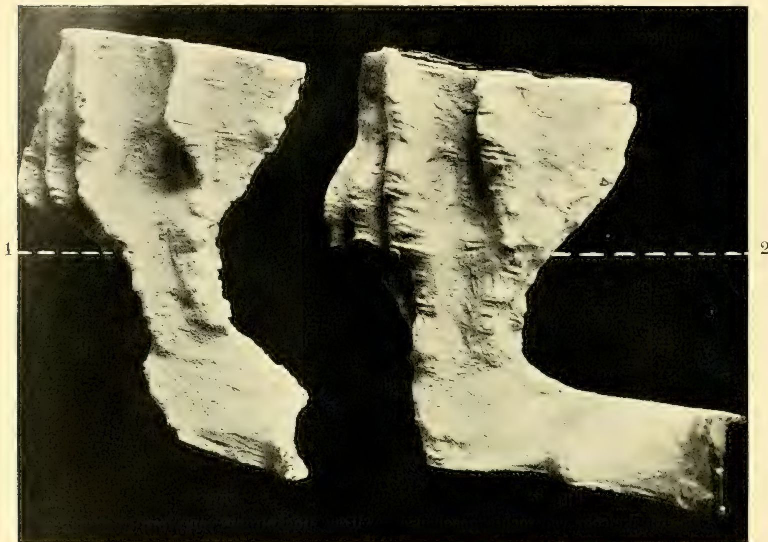


Fig. 5.
Das Rectum von einem 50 mm langen Embryo. Die Form des Lumens und das Epithelrohr von rechts gesehen. $\frac{40}{1}$.
1 Die Form des Lumens. 2 Das Epithelrohr.

selbe dringen fünf längsgehende, grosse Falten hinein. Diese haben also vom vorhergehenden Stadium ab an Grösse und Zahl zugenommen. Diese Falten verschwinden unterhalb der ampullförmigen Auftreibung. Hier sind die Wände glatt und das Lumen zeigt sich als eine sagittalgestellte Spalte (Fig. 5 u. 6).

Das Epithel ist auch in diesem Stadium ein zweischichtiges Cylinderepithel mit etwas schärfer gefärbter Zone gegen das Lumen zu. Es zeigt einige Verschiedenheit in Differenzierung, indem wir auf den längsgehenden Erhöhungen ein (im Ver-

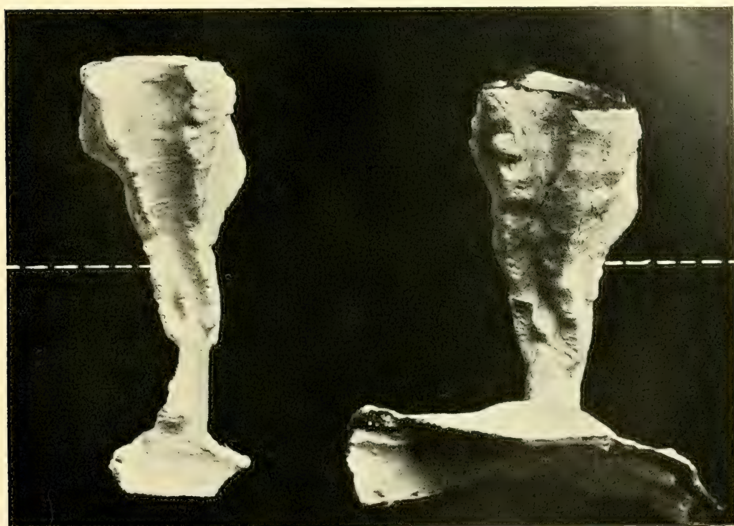


Fig. 6.
Das Rectum von einem 50 mm langen Embryo. Die Form des Lumens und das Epithelrohr von vorn gesehen. $\frac{40}{1}$.
1 Die Form des Lumens. 2 Das Epithelrohr.

gleich mit dem niedrigen Epithel, das die Einsenkungen auskleidet) sehr hohes Cylinderepithel haben. Ferner zeigt das Epithel am unteren Teil des Rectums deutliche Cryptabildungen. Keine Becherzellen habe ich in diesem Stadium gefunden.

Beim Fetus von 13 cm hat das Rectum schon die definitive äussere Form (Fig. 7 u. 8). Hier kann man wieder wie in den vorhergehenden Stadien eine Ampulla recti konsta-

tieren (Fig. 8, 11 u. 12), die jedoch in den Rekonstruktionen dieses Stadiums nicht so scharf markiert ist, da das Rectum

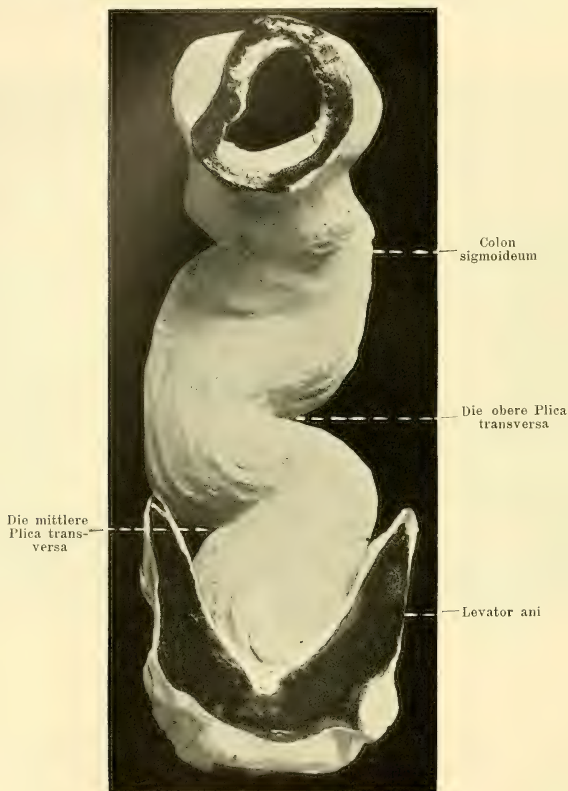


Fig. 7.
Das Rectum von einem 13 cm langen Embryo. Das Muskelrohr von vorn gesehen. $\frac{15}{1}$.

von beiden Seiten her ein wenig zusammengedrückt ist. Man sieht ferner eine deutlich ausgesprochene S-Form sowohl am

Epithel- als am Muskelrohr (Fig. 7 u. 9). Diese ist Hand in Hand mit den jetzt kräftig entwickelten Plicae transversae zustande gebracht, von denen die zwei oberen die

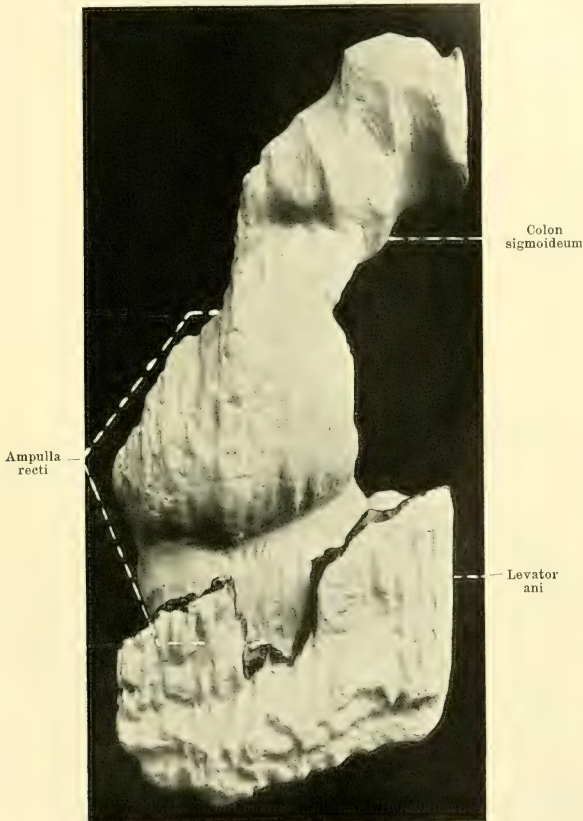


Fig. 8.
Das Rectum von einem 13 cm langen Embryo. Das Muskelrohr von rechts gesehen. $\frac{15}{1}$.

grösseren sind (Fig. 7 u. 9). Wie oben erwähnt, hat Lewis diese Falten schon bei einem Fetus von 12 cm konstatiert, Baur

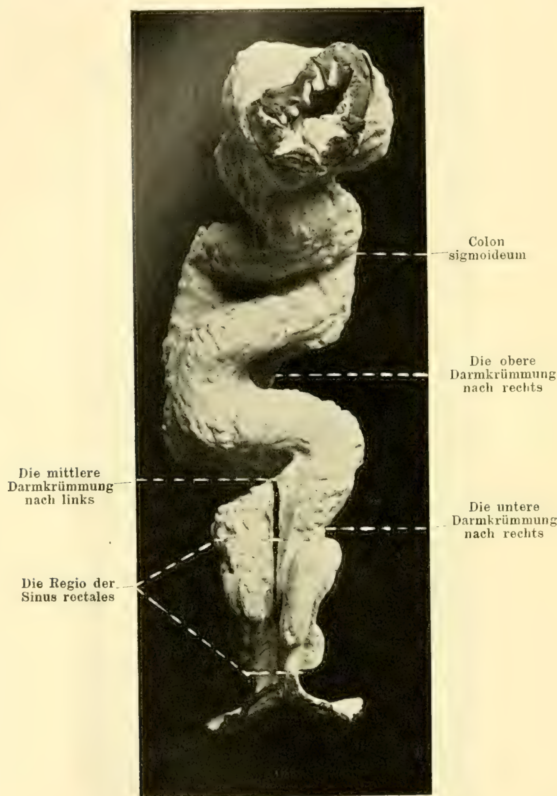


Fig. 9.
Das Rectum von einem 13 cm langen Embryo. Das Epithelrohr von vorn gesehen. $\frac{15}{1}$.

und Charpy wie auch Merkel erst bei etwas späteren Stadien. Merkel betrachtet den Anfang des 5. Embryonalmonates

als der früheste Zeitpunkt, wo man diese Falten beobachten kann, weil das Lumen früher leer und zusammengefallen sein soll. Aber gleich, wie ich schon bei den vorhergehenden Stadien konstatiert habe, steht das Lumen auch hier bei einem Fetus von 13 cm offen (Fig. 9). Die Grösse der Falten und ihre starke Ausbildung sprechen für ein früheres Entwickelungsstadium als

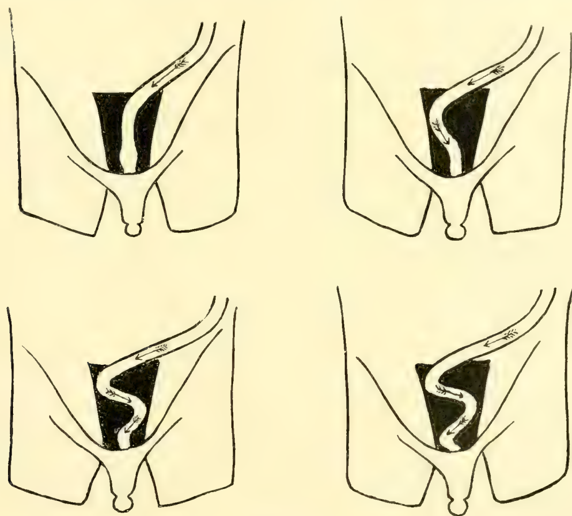


Fig. 10.
Schemata über die Entwickelung der Plicae transversae.

das, wo Lewis (Fetus von 12 cm) und ich hier imstande gewesen sind, sie zu konstatieren. Die Kausalmomente bei ihrer Ausbildung erklärte Merkel als unbekannt.

Bei der mikroskopischen Untersuchung dieser Darmwandfalten findet man keine stärkere Entwickelung der Gewebegruppen, sondern einfach eine Falte in der ganzen Darmwand. Die mitwirkenden Ursachen bei der Bildung dieser Falten muss

man, scheint es mir, im Zusammenhang mit der starken Längenzunahme des Darmkanales sehen, und mit dem Druck, das dieser auf das Rectum cranial ausüben muss. Und da das Rectum einen sehr beschränkten Raum in der Pelviskavität hat und ziemlich fest fixiert am Stützgewebe in der dorsalen Wand des Beckens liegt, wirkt es dem Druck von oben auf folgende, mechanisch bedingte Weise entgegen: erst durch eine Biegung rechts, dann links und bei noch stärkerem Druck durch mehrere Krümmungen nach rechts und links abwechselnd (Fig. 10).

Dass die erste Biegung nach rechts geschieht, beruht meiner Ansicht nach darauf, dass das Colon in das Rectum von links her einmündet, wodurch die Kraft nach rechts gerichtet wird. Dass die nächste Biegung nach links, die folgende nach rechts usw. geschieht, hängt, meines Erachtens, davon ab, dass, wenn der Darm gegen die Beckenwand stösst, die Kraft von oben gegen dieselbe abwechselnd nach links und rechts reflektiert wird (Fig. 10). Für diesen Kausalzusammenhang bei der Entwickelung der Plicae transversae spricht, glaube ich, die variierende Grösse und Entwickelung der Falten bei einem Fetus von 13 cm (Fig. 7 u. 9). Hier sehen wir, dass die oberste Falte bei der Darmkrümmung nach rechts am grössten ist. Die folgende Falte, wo der Darm nach links biegt, ist etwas kleiner. Und man sieht (Fig. 9) eine schwache Andeutung einer Plicabildung an der beginnenden Darmkrümmung nach rechts. Dass eine Ausbildung von grösseren Plicae transversae — auch in dem Fall, wo man von vier solchen redet (Houston u. a.) — niemals am unteren Teil des Rectums zustande kommt, beruht natürlich in erster Hand auf die unten abnehmende Grösse des von oben kommenden Druckes, sodann aber wohl auch auf die elastische und zum Nachgeben geeignete Konsistenz des Beckengrundes, da nämlich dieser von Muskulatur gebildet wird.

Bei dem entwickelten Rectum ist zwar die mittlere Plica an der Darmkrümmung nach links, die Plica Kohlrauschi, am grössten. Die Ursache aber dieser Grössenveränderung zwischen den Plicae ist meiner Meinung nach in der später starken Entwickelung des Mesocolon bzw. Colon sigmoideum mit der daraus bewirkten Ω-Bildung zu sehen, wodurch das Colon sigmoideum anstatt eines Druckes eine Dehnung am oberen Rectumteile bewirkt. Solche kompensierende Momente, wie die bei der fortgesetzten Ausbildung der oberen und unteren Falten, sind bei der Entwickelung der mittleren Falte weniger in Betracht zu ziehen, und darum wird diese letztgenannte beim entwickelten Rectum die grösste.

Das Lumen, das eine seröse Flüssigkeit und desquamiertes Epithel enthält, ist besonders am oberen Teil des Rectums mit Darmzotten gefüllt. Hier hat also die von Berry (1900) und Forssner (1907) beschriebene, quere Zerlegung der in den vorhergehenden Stadien erwähnten Längsfalten geschehen.

Der distale Teil des Rectums erscheint als eine sagittalgestellte Spalte. Am unteren Teil des Rectums markiert sich am Epithelrohr (Fig. 9, 11 u. 12) zwei kräftige Ausbuchtungen vorwärts und nach hinten und eine beginnende Ausknospung seitwärts. Hier haben wir es mit den Sinus rectales zu tun. Da diese beim Fetus von 13 cm vorwärts und rückwärts wie zwei sehr grosse Epithelausbuchtungen mit wohlausgebildetem Lumen hervortreten (Fig. 11 u. 12: Das Lumen wird durch die punktierten Linien angegeben), kann man annehmen, dass ihre erste Anlage sehr früh entsteht, wahrscheinlich im Anfang des 4. Embryonalmonats oder vielleicht am Ende des 3.

Die Ausknospung seitwärts in diesem Stadium (Fetus von 13 cm) zeigt deutlich die Bildung der Sinus rectales Fig. 11 u. 12). Diese hat keine Übereinstimmung mit derjenigen der Lieberkühn schen Crypten. Die Sinus rectales werden wie wahre Drüsen angelegt. Sie knospen vom

Darmepithel heraus wie solide Epithelzapfen (Fig. 11: Die Ausknospung der Sinus rectales laterales), in denen allmählich

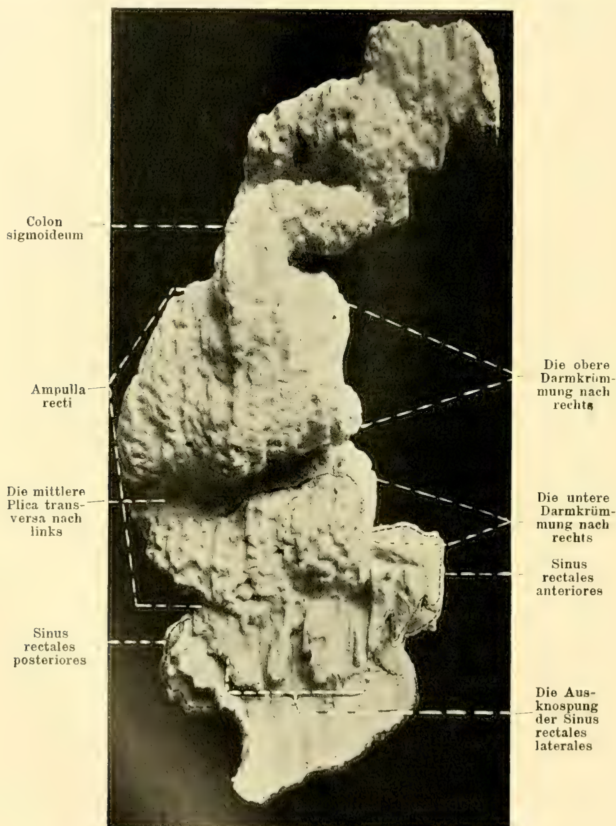


Fig. 11.

Das Rectum von einem 13 cm langen Embryo. Das Epithelrohr von rechts gesehen. Die punktierten Linien geben das Lumen der Sinus rectales anteriores und posteriores an. $\frac{15}{1}$.

eine Differenzierung des Epithels stattfindet. Dies ordnet sich zu einem Cylinderepithel mit zwei Kernreihen, und das Lumen

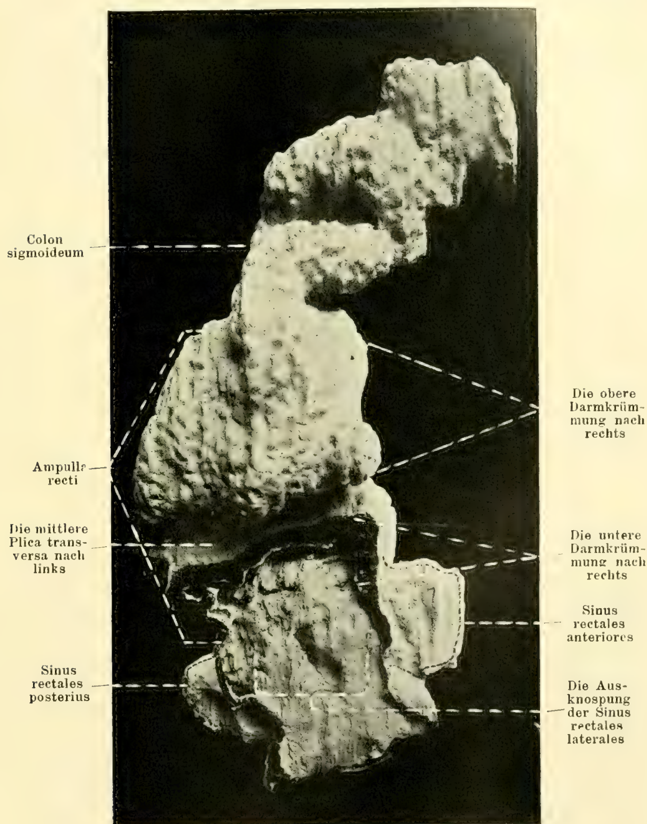


Fig. 12.

Das Rectum von einem 13 cm langen Embryo. Das Epithelrohr von rechts gesehen. In dem kaudalen Teil des Rohres ist die rechte Rectalwand weggenommen. Die Schnittfläche ist schwarz. Die punktierten Linien geben das Lumen der Sinus rectales anteriores und posteriores an. $\frac{15}{1}$.

wird gebildet. Die Anlegung der Sinus rectales geschieht gruppenweise. Wir können eine vordere, eine hintere und je zwei lateralen unterscheiden. Die vordere und hintere



Fig. 13.
Das Rectum von einem 28 cm langen Embryo. Das Epithelrohr von vorn gesehen. $\frac{10}{1}$.

Gruppen werden zuerst angelegt. Sie sind schon bei einem Fetus von 13 cm sehr kräftig ausgebildet (Fig. 9, 11 u. 12). Von den lateralen sieht man in diesem Stadium, wie schon erwähnt, nur die ersten Anlagen (Fig. 11 u. 12).

Die Sinus rectales sind von einem zweireihigen Cylinderepithel ausgekleidet, das proximal in ein einreihiges Cylinderepithel mit basalgestellten Kernen übergeht. Das letztgenannte

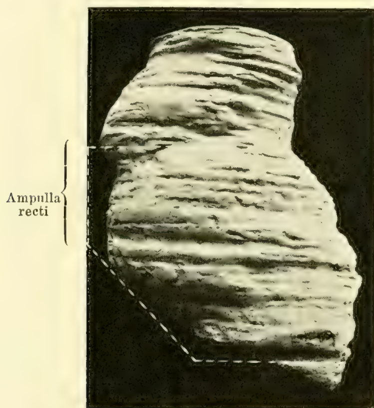


Fig. 14.
Das Rectum von einem 28 cm langen Embryo. Das Muskelrohr von rechts gesehen. $\frac{5}{1}$.

stellt die Epithelbekleidung des übrigen Rectums dar. Wir haben ausserdem hier zahlreiche Becherzellen, die in den Sinus rectales fehlen. Distalwärts geht das zweireihige Cylinderepithel der Sinus rectales in ein einreihiges über um etwas weiter unten vom Plattepithel ersetzt zu werden. Die Grenze zwischen dem Cylinder- und dem Plattepithel, die Linea ano-rectalis, ist, wie Fischl (1890), Braun (1901), Mladenowitsch (1907) u. a. schon hervorgehoben haben, nicht lineär, sondern das Plattepithel dringt in Spitzen in das

Cylinderepithel hinein und bekleidet die caudalen Teile der Scheidewände zwischen den Sinus rectales, die Columnae rectales.

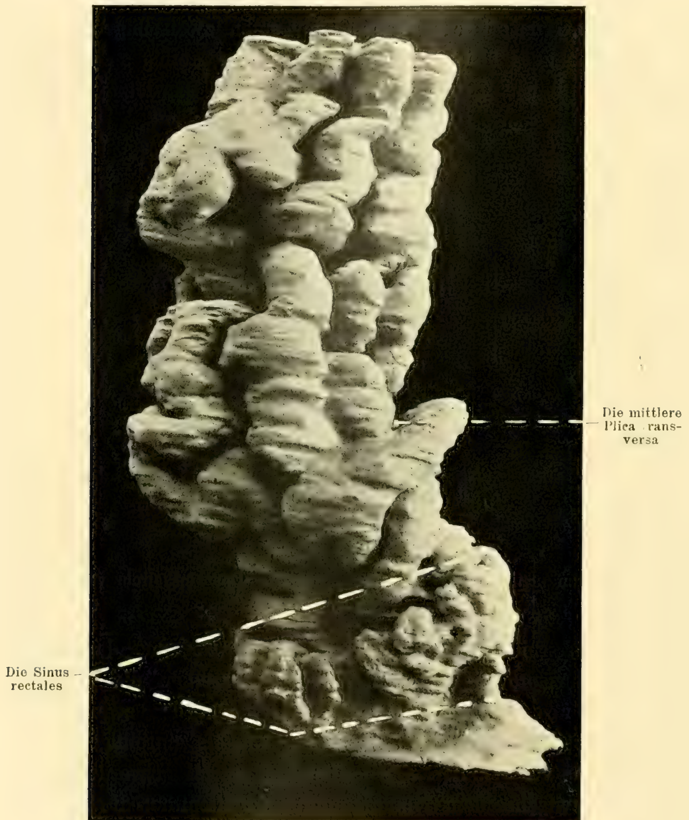


Fig. 15.

Das Rectum von einem 28 cm langen Embryo. Das Epithelrohr von rechts gesehen. $\frac{10}{1}$.

Beim Fetus von 28 cm gibt die Rekonstruktion von dem Epithelrohr des Rectums ein sehr kompliziertes Bild (Fig. 13 u. 14). Wir haben hier sowohl transversale als longitudinale

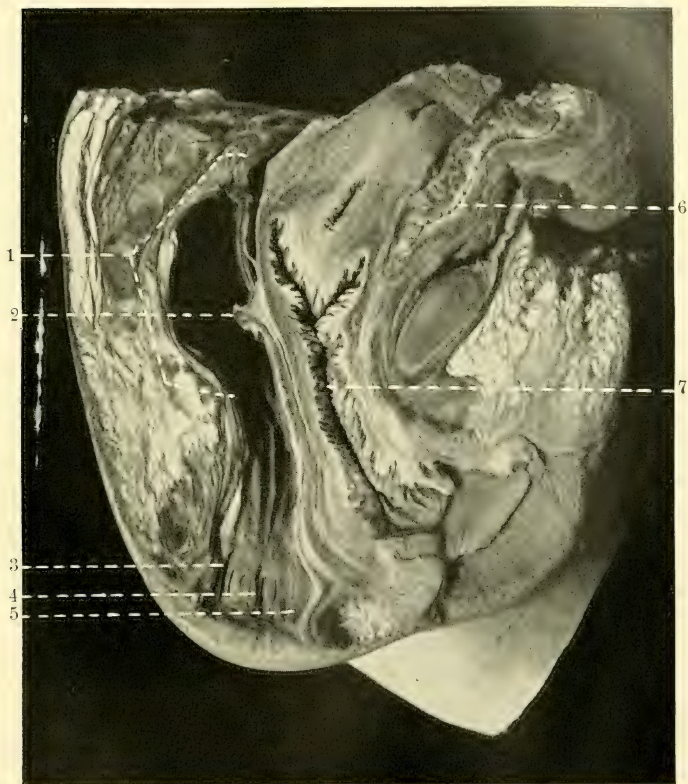


Fig. 16.
Die Mediansektion eines weiblichen Beckens von einem 40 cm langen Embryo. $\frac{2}{1}$.

1 Ampulla recti. 2 Die mittlere Plica transversa. 3, 4 u. 5 Sinus rectales: 3 Die hintere, 4 die laterale und 5 die vordere Gruppe. 6 Vesica urinaria. 7 Vagina.

Falten am grössten Teile des Rectums. Die transversalen Falten sind drei. Die grösste ist diejenige, welche an der rechten Seite des Rectums anfängt und an der vorderen Rectalwand ihre

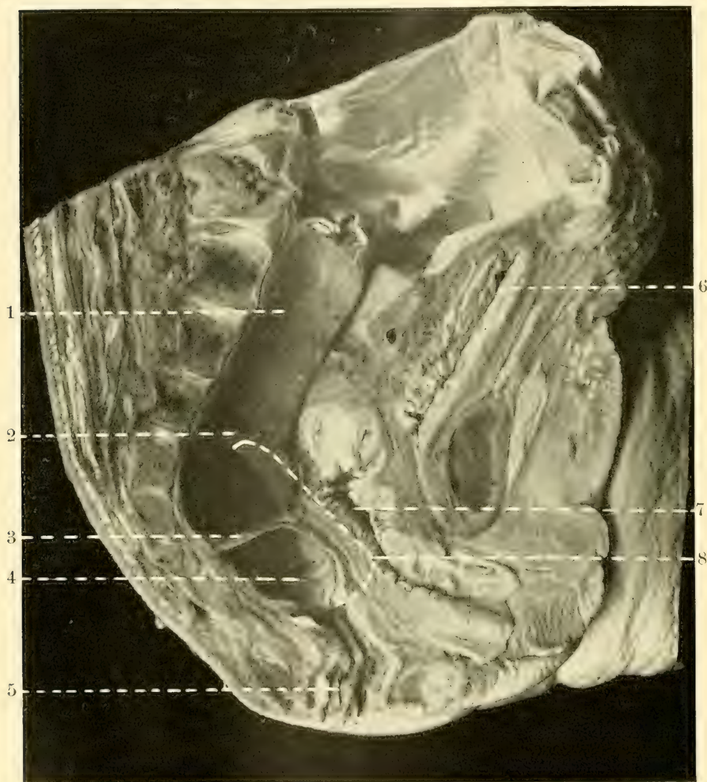


Fig. 17.

Die Mediansektion eines weiblichen Beckens von einem 50 cm langen Embryo. $\frac{2}{1}$.

1 Colon sigmoideum. 2 Die obere Plica transversa. 3 Die mittlere Plica transversa. 4 Die untere Plica transversa. 5 Sinus rectales. 6 Vesica urinaria. 7 Vagina. 8 Ampulla recti.

kräftigsten Dimensionen an Tiefe und Breite erreicht. Die longitudinalen Falten sind in dem oberen Teil des Rectums sieben. Nach unten gehen sie in die Columnae rectales über. Auch in diesem Stadium können wir sowohl an dem Epithel- als an dem Muskelrohr eine ampullförmige Auftreibung konstatieren Fig. 14 u. 15).

Rings um den unteren Teil des Rectum sieht man auf der Epithelrekonstruktion (Fig. 13 u. 15) einen Ring von drüsenähnlichen Ausbuchtungen. Diese sind die Sinus rectales, die jetzt eine ziemlich gleichförmige Ausbildung nach allen Seiten zeigen. Doch beobachtet man auch jetzt die Gruppenanordnung, in der die vordere und die hintere Gruppe die grössten sind. Die lateralen Gruppen sind jetzt auch mit Lumen versehen. Das Rectum ist mit einem einreihigen Cylinderepithel bekleidet, in welchem zahlreiche Becherzellen auftreten. In den Sinus rectales ist das Cylinderepithel zweireihig, und es fehlen hier die Becherzellen. Cylinder- und Plattepithel verhalten sich zu einander wie im vorhergehenden Stadium.

In den Mediansektionen der zwei Fetusbecken sieht man das Rectum in situ geöffnet (Fig. 16 u. 17). Auch hier markiert sich die Ampulla recti. Die Columnae rectales erscheinen mit den dazwischenliegenden Sinus rectales wie blätterförmige Faltenbildungen an der Mucosa. Die Sinus rectales sind sowohl nach oben wie nach unten scharf begrenzt, und man sieht auch hier eine Andeutung ihrer Gruppenanordnung. Von den Plicae transversae gibt es zwei deutliche Falten, von denen die untere und grösste an der rechten Rectalwand sitzt am unteren Teil der Ampullbildung. Die obere Falte scheidet die Ampulla und das Rectum von dem Colon sigmoideum.

Ergebnisse.

Ich erlaube mir zuletzt die Resultate meiner Untersuchung über die Entwickelung des Rectum beim Menschen der Kürze und Übersichtlichkeit halber hier unten in einigen kurzen Punkten zusammenzufassen:

1. Schon in dem frühesten Stadium des definitiven Rectums (bei etwa 33 mm langen Fetus nach der Zerreissung der Cloakenmembrane) gibt es eine Ampulla recti. Eine solche ist auch in den verschiedenen, späteren Entwickelungsstadien des Rectums stets vorhanden (vgl. Fig. 3, 8, 14 u. 17).

2. Da bekanntlich Meconium erst in den letzten Fetalmonaten im Dickdarm angetroffen wird, sind also keine Anhäufungen von Darminhalt als ontogenetische Kausalmomente bei der Entstehung der Ampulla recti zu betrachten (gegen Bodenhamer[1]).

3. Grosse, wohlausgebildete Plicae transversae gibt es schon bei einem Fetus von 13 cm (in Übereinstimmung mit Lewis). Sie werden also wahrscheinlich schon im Anfang des 4. Embryonalmonates gebildet (vgl. Fig. 7 u. 9).

4. Da dieser Zeitpunkt mit demjenigen der starken Längenzunahme des übrigen Darmkanals zusammenfällt und die Plicae in diesen ersten Stadien nach unten an Grösse abnehmen, ist wahrscheinlich der Druck, den der Darmkanal cranial auf das Rectum ausübt, als mitwirkende Ursache bei ihrer Bildung zu betrachten.

5. Die Lage der Falten wird wahrscheinlich von der linksseitigen Einmündung des Colons sigmoideum und dem beschränkten Raum des Rectums in der Pelviscavität bestimmt.

[1]) Dass jedoch die postembryonale, definitive Ausbildung der Ampulla recti von dem hemmenden Einfluss des Willens auf die Defäkationsakt abhängt, ist damit nicht verneint; sondern scheint dies mir vielmehr sehr wahrscheinlich zu sein.

Die erste Falte wird deshalb an der linken Rectalwand durch die Darmkrümmung nach rechts gebildet. Wenn der konvexe Teil dieser Darmkrümmung gegen die Beckenwand stösst, wird die von links aus kommende Kraft nach links reflektiert, und die nächste Plica wird deshalb rechtsseitig bei der Darmkrümmung nach links. Bei der fortgesetzten Plicabildung ist mit demselben Ursachenverhältnis zu rechnen (vgl. Fig. 10).

6. Wir finden die Sinus rectales sehr verschieden ausgebildet sowohl an Form wie an Grösse bei Feten von 13 cm Länge. Sie sind hier gruppenweise angelegt. Wir können eine vordere, eine hintere und zwei laterale Gruppen unterscheiden. Die lateralen werden offenbar später als die vorderen und hinteren Gruppen entwickelt. Während diese letzteren je zwei mit Lumen versehene, tiefe Ausbuchtungen vom Epithelrohr darstellt, bilden die lateralen Sinus rectales-Gruppen noch nur kleine solide Epithelzapfen.

7. Da sowohl die vordere wie die hintere Gruppe beim Fetus von 13 cm sehr weit ausgebildet sind, werden die Sinus rectales wahrscheinlich im Anfang des 4. oder am Ende des 3. Embryonalmonates angelegt.

8. Nach den lateralen Sinusgruppen beim Fetus von 13 cm zu urteilen, knospen die Sinus rectales als solide Epithelbildungen vom Rectalepithel aus, in denen bei der Differenzierung des Epithel durch Dehiscenz ein Lumen allmählich gebildet wird.

9. Die Sinus rectales zeigen in späteren Stadien eine allseitige Ausbildung um den unteren Teil des Rectums herum. Die gruppenweise Anlegung ist aber auch hier durch die Grössenverschiedenheit und die Anordnung der Ausbuchtungen markiert.

Lund, im Dezember 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Amussat, M., Quelques réflexions pratiques sur les obstructions du Rectum. Gaz. med. de Paris. 1839.
2. Baur, H., Über die Falten des Mastdarmes. In Beiträge z. Anat. u. Physiol. von C. Eckhard. Bd. 3. Giessen 1863.
3. Berry, R. J., The essentials of regional anatomy. London 1900.
4. Bodenhamer, W., The rectum a receptacle for excremental matter. New York Med. rec. Vol. 26. 1884.
5. Derselbe, Observations on the normal Sacculi of the Anal Canal both in Healthan in Disease, and also on the preternatural Pouches of some Region as described by Dr. Physick. New York Medical Record. 1888.
6. Bodenhauer, W., Some anatomical Resollections pertaining chiefly to that Portion of the intestinal Canal denominated Rectum. New York Med. Journ. 1891. Vol. 54.
7. Bourland, R. C., On the superior sphincter of the rectum. Contributions to medical research dedicated to V. C. Vanghau by Colleagues and former students in the University of Michigan. Ann. Harbor. Michigan 1903.
8. Braun, W. O., Untersuchungen über das Tegument der Analöffnung. Inaug.-Diss. Königsberg 1901.
9. Broman, I., Normale und abnorme Entwickelung des Menschen. Wiesbaden 1911.
10. Derselbe und T. Rietz, Über die Entwickelung des Verdauungsrohres und seiner Adnexe nebst Bemerkungen über die physiologisch vorkommenden, embryonalen Dünndarmdivertikel und ihre Bedeutung. Deutsche Südpolar-Expedition 1901—1903. Bd. 14. Zool. 6. Berlin 1913.
11. Charles, J. J., The Function of the Rectum as a Reservoir. British med. Journ. Nr. 2022.

12 Cooke, A. B., A study of the rectal valves, experimental and clinical. Philadelphia med. Journ. 1900. Vol. 5.

13. Fischl, R., Der Mastdarmvorfall, seine Anatomie, seine Ursachen und seine Behandlung, nebst einiger Bemerkungen zur normalen Anatomie des Rectums beim Menschen und beim Pferde. Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. 10. S. 163—215.

14. Forssner, Hj., Die angeborene Darm- und Ösophagusatresien. Eine entwickelungsgeschichtliche und pathologisch-anatomische Studie. Anat. Hefte. Abt. 1. Bd. 34. S. 1—163.

15. Gally, C., Des valvues du rectum et leur rôle pathogénique. Thèse de Toulouse. 1893.

16. Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Bd. 2. Leipzig 1899.

17. Gerlach, J., Handbuch der speziellen Anatomie des Menschen in topographischer Behandlung. München und Leipzig 1891.

18. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Eingeweidelehre. 2. Aufl. Braunschweig 1872.

19. Houston, J., Observations on the mucous membrane of the Rectum. The Dublin Hospital Reports and Communications in Med. and Surgery. Vol. 5. 1830.

20. Hyrtl, J., Handbuch der topographischen Anatomie. Bd. 2. 6. Aufl. Wien 1871.

21. Jonnesco, M., Note sur l'anatomie de l'Siliaque. Bull. de la Soc. anatomique. Année 64. Sér. 5. T. 3. 1889.

22. Derselbe, Le colon pelvien pendant la vie intrauterine. Thèse Paris 1892.

23. Derselbe, Tube digestif in P. Poirier. Traité d'anatomie humaine. T. 4. Paris 1895.

24. Kohlrausch, O., Zur Anatomie und Physiologie der Beckenorgane. Leipzig 1854.

25. Langer-Toldt, Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 6. Aufl. Wien und Leipzig 1897.

26. Laimer, E., Beitrag zur Anatomie des Mastdarmes. Wiener med. Jahrb. 1884.

27. Lewis, Fr. T., Die Entwickelung des Dickdarmes. Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Fr. Keibel u. Fr. Mall. 1911.

28. Lisfranc, Memoire sur l'excision de la partie inferieur du rectum. Gaz. méd. 1830.

29. Malgaigne, J. E., Traité d'anatomie chirurgicale et chirurgie experimentale. Bruxelles 1838.

30. Mattews, J. J., The Anatomy of the Rectum and its Relation to Reflexes. New York Medical Record. Vol. 32. Nr. 11.

31. Merkel, Fr., Die Pars ampullaris recti. Ergebnisse d. Anat. und Entwickelungsgeschichte. Bd. 10. 1900. S. 524—546.

32. Mladenowitsch, Vergleichende anatomische und pathologische Untersuchungen über die Regio analis und das Rectum der Haussäugetiere. Diss. vet.-med. Leipzig 1907.

33. O'Beirne, J., New Views of the Process of defecation and their application to the patology etc. Dublin 1833.

34. Otis, W. J., Demonstration des menschlichen Mastdarmes bei elektrischer Beleuchtung. Anat. Anz. 1887. S. 408, 409 u. 410.

35. Derselbe, Anatomische Untersuchung am menschlichen Rectum und eine Methode der Mastdarminspektion. I. Teil. Die Sacculi des Rectum. Leipzig, Veit & Co. 1887.

36. Derselbe, Die Morphogenese und Histogenese des Analhöckers, nebst Beobachtungen über die Entwickelung des Sphincter ani externus beim Menschen.

37. Paterson, A. M., The form of the rectum. Journ. Anat. and Physiol. Vol. 43. P. 2. p. 127—133. 1909.

38. Patzelt, V., Über die Entwickelung der Dickschleimhaut. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 86. S. 145—172. 1883.

39. Pennington, J. R., New points in the Anatomy and Histology of the Rectum and Colon. Journ. of the American Med. Assoc. Vol. 35. Nr. 24. p. 1520—1526.

40. Peter, K., Die Methoden der Rekonstruktion. Fischer, Jena. 1906.

41. Pohlman, A., The developpement of the Cloaca in human Embryos. American Journ. of Anat. Vol. 12. Nr. 1. p. 1—26.

42. Richet, M. A., Traité pratique d'anatomie médico-chirurgicale. Paris 1857.

43. v. Samson, Einiges über die Flexura sigmoidea. Arch. f. klin. Chir. 1892. Dorpater Dissert. 1890.

44. Sanson, L. J., Des Moyens de parvenir à la vessie par le Rectum etc. Paris 1817.

45. Smiht, J. W., Some points in the surgical Anatomy of the Rectum. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 47. Part. 3. p. 350—355.

46. Struiker, H. J. L., Beiträge zur Histologie und Histochemie des Rectumsepithels und der Schleimzellen. Freiburg i. B.

47. Symington, J., The Rectum and the anus. The Journ. of Anat. Vol. 3. New Series Vol. 3. Part. 1. Octob. 1888. p. 106—116.

48. Derselbe, In Quains elements of Anatomy. 10 Ed. London 1896. Vol. 3. P. 4, splanchnology by Prof. E. A. Schäfer and Prof. J. Symington.

49. Derselbe, Further Observations on the Rectum and Anal Canal. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 46. Part. 3. p. 289—306.

50. Testut, Traité d'anatomie. Tom. 3. p. 553. 1893.

51. Tillaux, P., Traité d'anatomie topographique avec applications à la chirurgie. 8. Ed. Paris 1895.

52. Treidz, Über einen neuen Muskel am Duodenum des Menschen, über elastische Sehnen und einige andere anatomische Verhältnisse. Prager Vierteljahrsschrift für die praktische Heilkunde. 10. Jahrg. 1853.

53. Treves, F., The Anatomy of intestinal Canal and Peritoneum in man. Hunterian Lect. 1885.

54. Waldeyer, W., Das Becken. Topograph.-Anat., mit besonderer Berücksichtigung der Chirurgie und Gynäkologie dargestellt. Bonn 1899.

55. Velpeau, A., Traité complet d'anatomie chirurgicale. Paris 1837. Tom. 1.

56. Wood, Jones, The delimitation of the rectum and its subdivision. Proc. Roy. Soc. of Med. Vol. 4. Nr. 4. February 1911.

57. Derselbe, The Nature of the Malformation of the Rectum and Genito-urinary Passages. British Medical Journal. 17. Dec. 1904.

Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Aus dem anatomischen Institut zu Königsberg i. Pr.
Direktor: Prof. E. Gaupp.

ZUR VERGLEICHENDEN ANATOMIE DER ARTERIELLEN KOPFGEFÄSSE DER REPTILIEN.

VON

TOKUICHI SHINDO,
FUKUOKA.

Mit 21 Abbildungen im Texte und 4 Abbildungen auf Tafel 9.

Einleitung.

Beschreibungen der Kopfarterien der Reptilien findet man bis jetzt nur sehr wenig, während die arteriellen Kopfgefässe der Säugetiere viel mehr untersucht und beschrieben worden sind.

In der Mitte des letzten Jahrhunderts hat H. Rathke sehr eifrig das Arteriensystem des Reptilienkopfes bearbeitet. Die meisten Kenntnisse über die Kopfarterien der Reptilien, welche wir heutzutage haben, verdanken wir allein Rathke. Er hat die arteriellen Kopfgefässe durch die ganze Klasse der Reptilien hindurch genau untersucht und auf Grund der einzelnen Resultate einen einheitlichen Grundplan festgestellt. Er hat weiter die Kopfgefässe der Reptilien mit denen der Vögel und der Säugetiere verglichen und daraufhin überraschend bewiesen, dass die arteriellen Kopfgefässe der höheren Wirbeltiere (Reptilien, Vögel und Säuger) nach einem gemeinsamen gleichen Grundplan angeordnet sind. Dieser Grundplan ist in seinem Schema über die Arterienbogen zum Ausdruck gekommen.

Wenn man aber sein Schema mit den Arterienbogen von Amphibien und Fischen vergleicht, kann man sofort einen grossen Unterschied zwischen beiden wahrnehmen. Die Amphibien und Fische haben sechs paarige Arterienbogen, und die

Lungenarterien bei den Amphibien entwickeln sich aus den sechsten Arterienbogen, während die vorher erwähnten höheren Wirbeltiere nach dem Rathkeschen Schema fünf Paare von Arterienbogen haben sollten, und die Artt. pulmonales aus den fünften Arterienbogen entspringen. Dass dieser grosse Unterschied nur auf einer Lücke unserer Kenntnisse beruhe, d. h. dass man bei den Amnioten einen Arterienbogen — der seine Lage vor dem angeblichen fünften haben müsste — übersehen habe, war die Vermutung von Boas, die dann zunächst durch van Bemmelen für Lacerta und Tropidonotus bestätigt wurde. Van Bemmelen fand tatsächlich, dass bei Lacerta und Tropidonotus jederseits zwischen dem 4. (Aorten-) und dem bisher als 5. gezählten (Pulmonalarterien-) Bogen ein wirklicher fünfter Bogen besteht, der sich aber sehr frühzeitig zurückbildet. Infolgedessen sahen eben die Pulmonalbogen, welche eigentlich die sechsten Arterienbogen waren, wie die fünften aus. In der Folgezeit sind dann die wirklichen fünften Arterienbogen immer mehr bei den höheren Wirbeltieren konstatiert worden, und damit ist es heutzutage eine sichere Tatsache geworden, dass die Arterienbogen des ganzen Wirbeltierkreises nach einem gemeinsamen gleichen Grundplan angeordnet sind.

Vor Rathke hat Bojanus für „Testudo europaea" (d. h. Emys lutaria) eine ausgiebige Darstellung des Arteriensystems gegeben. Nach Rathke finden wir dagegen keine genaue Beschreibung der arteriellen Kopfgefässe bei irgend einem Kriechtiere, bis zu der sehr ausführlichen Darstellung des Blutgefässsystems bei den Krokodilen durch Hochstetter. Abgesehen von diesen beiden Darstellungen aber konnte ich genauere Beschreibungen der Kopfarterien der Reptilien nicht finden. Freilich findet man in verschiedenen Hand- und Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere sowie in den speziellen Arbeiten über das Blutgefässsystem anderer

Wirbeltiere als der Reptilien, auch gelegentliche Bemerkungen über die Kopfarterien von den Reptilien, doch immer nur spärlich und in kurzer unvollkommener Form.

Sehr viel grösser ist unsere Kenntnis der Kopfgefässe bei den Säugern. Tandler hat vor etwa fünfzehn Jahren die arteriellen Kopfgefässe fast sämtlicher Vertreter des Säugetierkreises, welche sehr kompliziert und variabel sind, genau untersucht und hat diese einzelnen komplizierten Formen auf einen Grundplan zurückgeführt, in dem die Art. stapedia eine wichtige Rolle spielt. Dadurch werden alle komplizierten Formen der Kopfarterien des ganzen Säugetierkreises grundsätzlich verständlich als Umformungen jenes Grundplanes. Die Vorstellung Tandlers ist alsdann von Grosser durch seine Untersuchung über die Blutgefässe von Chiropteren und dann von Tandler selbst durch seine Untersuchung über die Entwickelung der Kopfarterien bei Mäusen und Menschen als sicher bestätigt worden, und damit ist die grosse Bedeutung, die die A. stapedia für das Verständnis der Säuger-Kopfarterien besitzt, anerkannt.

Somit kann jetzt für die Säuger der Grundplan für die Anordnung der arteriellen Kopfgefässe als festgestellt gelten, und auch rein beschreibendes Material liegt auf diesem Gebiete schon für eine grosse Menge von Formen vor. Auch in jüngster Zeit sind einige hierauf bezügliche Arbeiten erschienen. Dagegen sind bei den Reptilien die Untersuchungen darüber, wie schon gesagt, sehr spärlich, folglich hat auch niemand bisher einen massgebenden Grundplan der Kopfarterien von Reptilien aufgestellt. Es musste daher sehr interessant und lohnend erscheinen, die Kopfarterien von einzelnen Reptilienspecies genau zu untersuchen, die Resultate miteinander zu vergleichen und dann daraus die gemeinsamen Züge in der Anordnung des Kopfarteriensystems von Reptilien herauszufinden. Es musste sich weiter die Frage aufdrängen, ob der

Grundplan Tandlers nur speziell für die Säuger gilt oder auch für andere Wirbeltierklassen verwendbar ist. Wenn wir bei den Reptilien einen Grundplan darstellen könnten, so brauchte man diesen und jenen nur miteinander zu vergleichen und so die Beziehungen zwischen beiden festzustellen. Daraus müsste sich ein helles Licht zur Erklärung der Kopfarterien aller höheren Wirbeltiere gewinnen lassen.

Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. E. Gaupp, habe ich mit den oben erwähnten Fragen und Erwartungen die vorliegende vergleichend-anatomische Untersuchung über die Kopfarterien der Reptilien unternommen. Bei dieser Gelegenheit fühle ich mich verpflichtet, Herrn Prof. E. Gaupp meinen verbindlichsten Dank für seine immer freundlich mir erwiesene Unterstützung auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Geheimen Rat Wiedersheim in Freiburg für die Überlassung der Krokodil-Serien und verschiedener Köpfe für die Präparation.

Königsberg i. Pr., Mai 1913.

Meine Untersuchungsobjekte sind Eidechsen, Schildkröten und Krokodile gewesen. Bei den Eidechsen und Schildkröten habe ich die Kopfarterien, welche vom Herzen aus mit alkoholischer Schellacklösung injiziert wurden, makroskopisch präpariert und ihre Verteilung am Kopfe festgestellt. Ausserdem habe ich zur Ergänzung und Hilfe die mikroskopischen Serienpräparate von verschieden alten Embryonen von Eidechsen und Schildkröten, welche Herrn Prof. E. Gaupp gehören, untersucht, um die Lücke der makroskopischen Untersuchung

auszufüllen. Bei den Krokodilen habe ich zu makroskopischer Präparation kein Material gehabt, infolgedessen habe ich lediglich durch die mikroskopischen Serienpräparate (von Crocodilus biporcatus, Material von Herrn Geheimrat Wiedersheim), welche mein Landsmann Shiino angefertigt hat, den Verlauf der Kopfarterien feststellen können.

Ich habe ausserdem mikroskopische Serienpräparate verschiedener Säuger untersucht, um für die vergleichend-anatomische Betrachtung der Kopfarterien von Reptilien und Säugern eine breitere Grundlage zu haben. Die untersuchten Tiere werden an jeder betreffenden Stelle erwähnt werden.

Die Gehirn- und Rückenmarksarterien habe ich nicht mitbehandelt, da hierüber eine ausführliche Arbeit von M. Hofmann vorliegt.

Die arteriellen Kopfgefässe der Eidechsen.

Nachdem die Carotisbogen (Taf. 9, Fig. 1, Lacerta ag.) aus dem Herzen herausgetreten sind, richten sie sich je nach links und rechts vor der Luftröhre, mit den Aortenbogen parallel, und verlaufen im Bogen schräg nach vorn lateral. Jeder Carotisbogen gibt, in der Nähe des lateralen Umfanges der Speiseröhre angelangt, einen grossen Ast ab, welcher an der Ösophaguswand, durch die Mm. sternohyoideus und sternomandibularis von ventral bedeckt, nach vorn verläuft. Dieser Ast, Art. carotis ventralis, entspricht dem Kehlzungenast Rathkes. Weiter lateral, am laterodorsalen Umfang der Speiseröhre, wird ein bedeutend stärkerer Ast in kranialer Richtung abgegeben, die Art. carotis dorsalis, die dem

Kopfast Rathkes entspricht. Dadurch ist der Carotisbogen in drei Abschnitte, einen medialen, mittleren und lateralen, geteilt worden. Der mediale Abschnitt, von der Wurzel des Carotisbogens bis zur Abgangsstelle der Carotis ventralis, entspricht der Carotis communis. Der Abschnitt von hier bis zum Anfang der dorsalen Carotis, entspricht dem eigentlichen dritten Arterienbogen. Der letzte Abschnitt endlich entspricht dem Verbindungsstück zwischen dem dritten und vierten Arterienbogen. Festzustellen waren ferner noch ein dem R. thymicus Rathkes entsprechender Ast aus dem medialen Abschnitt des Carotisbogens, und ein R. muscularis Rathkes aus dem lateralen Abschnitt desselben.

I. Arteria carotis ventralis. (Taf. 9, Fig. 1.)

An dem lateroventralen Umfang der Speiseröhre entlang verläuft die Art. carotis ventralis aus dem Carotisbogen nach vorn. Sie gibt als Hauptzweige die vier folgenden ab:

a) Art. thyreoidea.
b) Artt. pharyngeae.
c) Rr. musculares.
d) Art. lingualis posterior.

a) Art. thyreoidea. Aus der Wurzel der ventralen Carotis entspringt die Art. thyreoidea, verläuft nach vorn und dringt von lateral mit 2—3 Ästen in die Schilddrüse hinein, welche vor der Trachea und der Pharynxwand quer gelagert ist. Manchmal beobachtet man, dass diese Arterie selbständig aus dem medialen Abschnitt des Carotisbogens entspringt. In diesem Fall entspricht die Art. thyreoidea durchaus dem Gefäss, das Rathke als R. thymicus bezeichnete. Der Grund des Namensunterschieds liegt offenbar darin, dass Rathke seinerzeit die Schilddrüse als Thymus auffasste.

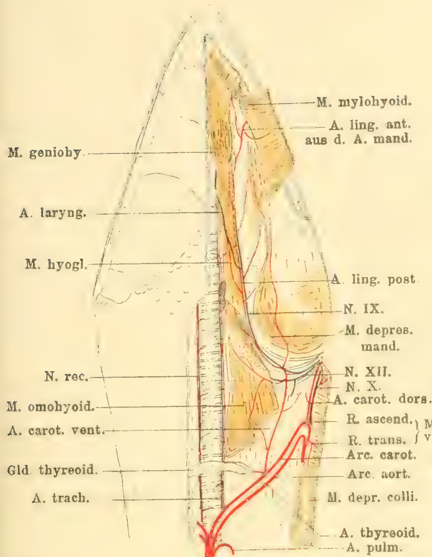


Fig. 1.

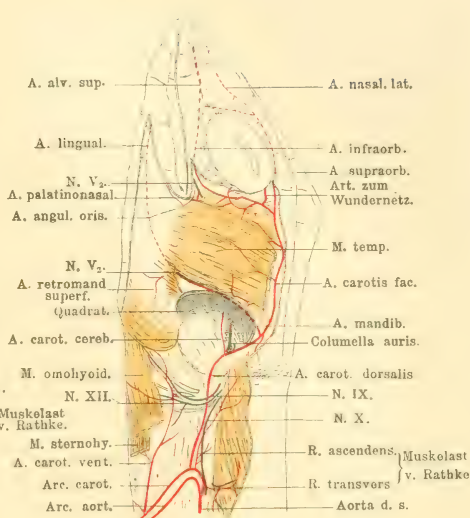


Fig. 2.

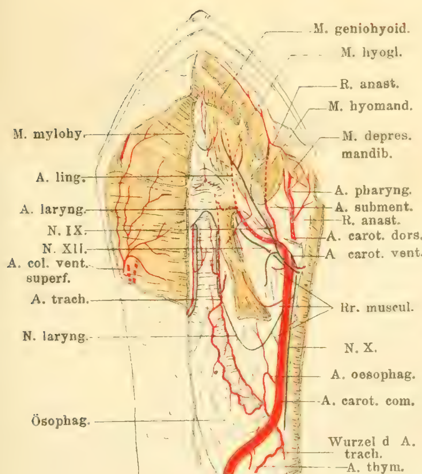


Fig. 3.

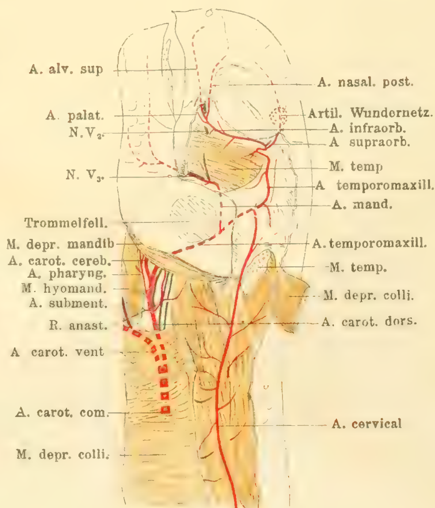


Fig. 4.

Shindo, Zur vergl. Anatomie der arteriellen Kopfgefässe der Reptilien.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

b) Artt. pharyngeae. Die vielen kleinen Pharynxwandarterien versorgen mit Blut die Pharynxwand und die obere Ösophaguswand.

c) Rr. musculares. Diese Arterien versorgen mit Blut die Muskeln (M. sternohyoideus, M. sternomandibularis und M. omohyoideus etc.), welche zwischen den Zungenbeinhörnern und dem Brustbein sich ausspannen. Der M. depressor colli und die umgebende Haut werden ebenfalls von ihnen mit Blut versorgt.

d) Art. lingualis posterior. Die Art. lingualis verläuft als die Fortsetzung der Carotis ventralis im Mundboden nach laterocranial, kreuzt sich mit einem rücklaufenden Ast des N. vagus, der ventral von ihr liegt, und mit dem Cornu branchiale I und II, die dorsal bleiben; dann begibt sie sich zwischen dem Cornu hyale und dem Cornu branchiale I des Zungenbeins mit dem N. hypoglossus und dem N. glossopharyngeus zusammen nach vorn medial. In diesem Verlaufe gibt die Arterie Äste für die benachbarten Muskeln und das Unterhautbindegewebe ab. Endlich kommt sie an der lateralen Seite des M. hyoglossus und des M. geniohyoideus an, wo sie mit der Art. lingualis anterior (aus der Art. mandibularis) eine Anastomose bildet, in welche auch ein Ast der Art. trachealis quer laufend hineinfliesst. So finden wir hier eine T-förmige Arterienbahn, welche durch das Zusammenstossen der Arterien von drei Seiten gebildet wird. Aus der Anastomose entspringen die Äste für die Zunge.

Die Arterie, welche ich die Art. carotis ventralis genannt und eben behandelt habe, entspricht dem Kehlzungenast von Rathke, der sie bei Sauriern genau beschrieb.

A. trachealis.

Am Schlusse dieses Kapitels füge ich die Schilderung einer Arterie an, welche aus dem Pulmonalisbogen entspringt. Sie heisst „Art. trachealis“ (Taf. 9, Fig. 1).

Die Art. trachealis kann man sicher sowohl bei den Eidechsen als auch bei einigen anderen Reptilien finden, trotzdem hat man bis jetzt merkwürdigerweise auf sie kaum besonders geachtet. Sie entspringt jederseits aus dem Pulmonalisbogen und verläuft an der lateralen Seite der Luftröhre entlang, mit dem Aortenbogen und Carotisbogen von dorsal sich kreuzend, und an der Rückseite der Schilddrüse vorbei, stets oralwärts. Schliesslich erreicht die Art. trachealis die Seitenwand des Kehlkopfes, indem sie dorsal vom Zungenbeinkörper hinwegtritt. Hier schickt sie einen grossen Ast nach lateral, welcher dorsal vom M. hyoglossus quer nach lateral verläuft und in die Anastomose zwischen der Art. lingualis posterior und der Art. lingualis anterior hineinströmt. Eine andere kleine Fortsetzung des Hauptstammes der Arterie zieht sich dem Kehlkopfe entlang immer nach cranial und verschwindet an der lateralen Seite des Luftröhreneinganges am Zungenrücken.

II. Arteria carotis dorsalis. (Taf. 9, Fig. 2.)

Die Art. carotis dorsalis entspringt von der Dorsalecke des Carotisbogens und verläuft, die V. jugularis und den N. vagus begleitend, der lateralen Rachenwand entlang und ventrolateral von den langen Halsmuskeln cranialwärts, vom M. depressor colli bedeckt. Sobald die Art. carotis dorsalis dem hinteren Kieferwinkel sich nähert, passiert sie medial vom N. hypoglossus, N. glossopharyngeus und dem Cornu branchiale II des Zungenbeins, nimmt also ihre Lage dorsolateral von der Pharynxwand, schliesslich erreicht sie die hintere Wand der Paukenhöhle, eine kurze Strecke den hinteren Ast des N. facialis begleitend, und an dieser Stelle teilt sie sich in zwei grosse Stammarterien, a) eine Art. carotis facialis und b) eine Art. carotis cerebralis (Rathke).

Die Art. carotis dorsalis entspricht dem Kopfast Rathkes.

a) Art. carotis facialis (Taf. 9, Fig. 2).

An der postero-medialen Wand der Paukenhöhle, der lateralen Fläche des Otooccipitale entlang steigt die Art. carotis facialis hinter der Columella auris vorbei dorsalwärts. Die Arterie verlässt medial von der Stelle, wo Quadratum, Squamosum und Parietale zusammenstossen, die Paukenhöhle und tritt dann in die Schläfengrube hinein, wo sie zwischen der unteren Fläche des Postfrontale und dem M. temporalis nach vorn verläuft. In diesem Verlaufe begleitet die Arterie die V. temporalis und einen Verbindungsast zwischen dem N. facialis und dem ersten Ast des N. trigeminus und gibt viele Muskeläste ab. Schliesslich tritt sie in die Orbita. Selbst die Nasenhöhle bekommt ihr Blut hauptsächlich von der Carotis facialis.

Unterhalb der Quadratosquamosoparietalverbindung schickt die Art. carotis facialis einen grossen Ast nach ventral, welcher hauptsächlich den Unterkiefer mit Blut zu versorgen bestimmt ist, und infolgedessen Art. mandibularis genannt werden kann.

Es sind somit die Endverzweigungen der Art. carotis facialis in drei Abschnitten zu behandeln: 1. Die Arterie des Unterkiefers, 2. Die Arterien der Orbita, 3. Die Arterien der Nasenhöhle.

1. Die Arterie des Unterkiefers (Taf. 9, Fig. 2).

Die Arterie des Unterkiefers ist die Art. mandibularis. Dieselbe ist nach aussen hin durch eine dicke Portion des temporalen Kaumuskels versteckt, und verläuft medial vom Quadratum der vorderen Wand der Paukenhöhle entlang nach dem Unterkiefer. Allmählich entfernt sie sich dabei von der Paukenhöhle und zieht durch den Kaumuskel schräg nach vorn unten,

wobei sie den dritten Ast des N. trigeminus (N. mandibularis) als Begleiter bekommt. An der medialen Fläche des Unterkiefers tritt die Art. mandibularis mit dem gleichnamigen Nerven durch den Aditus canalis primordialis, welcher vom Gonioarticulare, Supraangulare und Angulare umschlossen ist, in den Primordialkanal des Unterkiefers hinein.

Von ihrer Abgangsstelle bis hierher gibt die Art. mandibularis viele Äste ab, nämlich vor der Paukenhöhle einen Ast für dieselbe (Art. tympanica), Muskelästchen für den Kaumuskel und dann zwei cutane Äste, einen kurz vor dem Eintritt der Art. mandibularis in den Primordialkanal nach caudal, und einen zweiten nach vorn hin. Der erste Ast tritt mit dem N. recurrens cutaneus des N. mandibularis durch das Foramen posterius des Supraangulare und verbreitet sich an der Aussenseite der hinteren Partie des Unterkiefers. Infolgedessen könnte er Art. mandibularis superficialis genannt werden. Der zweite Ast zieht durch das Foramen anterius des Supraangulare mit dem R. cutaneus externus des N. mandibularis nach der Mundwinkelpartie, und deswegen könnte man ihn Art. anguli oris nennen.

Im Primordialkanal des Unterkiefers verläuft die Art. mandibularis mit dem N. mandibularis an dem laterodorsalen Umfang des Meckelschen Knorpels nach vorn. Während des Verlaufes entsendet die Arterie eine Art. mylohyoidea, welche lateral vom Meckelschen Knorpel mit dem N. mylohyoideus des N. mandibularis nach ventral verläuft, dann durch das Foramen mylohyoideum an dem medio-ventralen Umfang des Unterkiefers nach aussen gelangt und hier weiter nach vorn hin zieht. Nach aussen entsendet der Stamm der Arterie viele kleine Ästchen, welche durch Foramina dentofacialia des Dentale mit kleinen Zweigen des N. mandibularis an der äusseren Seite des Unterkiefers sich verbreiten, und nach innen wird ein grosser Ast von ihm abgegeben, welcher medial von dem

Meckelschen Knorpel mit dem N. lingualis des N. mandibularis durch eine Lücke (Foramen linguale) zwischen dem Dentale und dem Spleniale nach dem Mundboden verläuft. Man kann diesen Ast Art. lingualis anterior (Taf. 9, Fig. 1) nennen. Am Mundboden gibt diese Art. lingualis anterior zwei Äste ab, einen nach vorn, der die Drüse am Mundboden mit Blut versorgt und einen zweiten, der nach hinten verläuft. Die Hauptfortsetzung anastomosiert mit der Art. lingualis posterior aus der Art. carotis ventralis und versorgt mit Blut die Zunge.

2. *Die Arterien der Orbita* (Taf. 9, Fig. 2).

Die Orbita wird hauptsächlich von den Endästen der Art. carotis facialis mit Blut versorgt. Nur eine kleine Arterie kommt noch dem N. opticus entlang aus der Schädelhöhle (A. cerebralis anterior) in die Orbita hinein.

Unterhalb der Postfronto-Parietalnaht, kurz bevor die Art. carotis facialis in die Orbita eintritt, teilt sie sich in zwei Stämme: a) einen oberen, Art. supraorbitalis und b) einen unteren, Art. infraorbitalis.

a) Art. supraorbitalis. In dem oberen Umfang der Orbita, an der unteren Fläche des Frontale, der äusseren Fläche der straffen bindegewebigen Umhüllung des Tractus olfactorius entlang, und einen Ast des N. trigeminus, den N. supraorbitalis, begleitend, verläuft die Art. supraorbitalis nach vorn. Auf dem M. obliquus superior gibt sie eine Art. lacrimalis ab, welche an der dorsalen Fläche dieses Muskels nach lateral verläuft und in die Tränendrüse hineintritt. Alsdann geht der Hauptstamm unter dem Präfrontale in das Gebiet der Nasenhöhle hinein, wobei er den N. ethmoidalis begleitet. Während ihres Verlaufes gibt die Art. supraorbitalis viele Ästchen für die Umhüllung des Tractus olfactorius und für das Zellgewebe im oberen Umfang der Orbita ab.

b) Art. infraorbitalis. Die Art. infraorbitalis verläuft im hinteren Umfang der Orbita nach ventral, gegen den Orbitalboden hin. Am Anfang des Verlaufes gibt sie nach vorn einen grossen Ast ab, welcher an dem Bulbus lateral von den Ansätzen des M. rectus superior und des M. rectus lateralis in ein arterielles Wundernetz sich auflöst. Aus diesem arteriellen Wundernetz entspringt eine kleine Arterie, Art. trigemini. Diese Arterie verläuft rückwärts und ist mit dem ersten Ast des N. trigeminus, den sie begleitet, bis zur Austrittsstelle des Trigeminus aus der Schädelhöhle verfolgbar. Sie stimmt nach ihrer Topographie mit der Art. trigemini bei den Krokodilen (Hochstetter) sehr überein, deshalb nenne ich sie mit dem gleichen Namen.

Nachdem die Art. infraorbitalis den einen Ast zu dem arteriellen Wundernetz abgegeben hat, entsendet sie bald wieder zwei Äste. Der eine von ihnen verläuft nach hinten und versorgt mit Blut eine vordere Portion des Kaumuskels und den hinteren Umfang der Orbita. Der andere von ihnen ist eine grosse Wurzel für die Artt. ciliares. Dem Augapfel dicht anliegend, verläuft dieser Ast, Art. ciliaris communis, der Ansatzlinie des M. rectus lateralis und des M. bursalis entlang nach medial und gibt während dieses Verlaufes zur Seite einige Ästchen ab, welche die dort liegenden Augenmuskeln mit Blut versorgen. Die Hauptfortsetzung der Art. ciliaris communis zieht unter dem M. rectus superior weiter nach medial und bildet am oberen Umfang des N. opticus eine Anastomose mit der Art. ophthalmica, einem Ast der Art. cerebralis anterior, der dem Opticus entlang in die Orbita eintritt. Aus dieser Anastomose entspringen kleine Artt. ciliares für den Augapfel.

Am Orbitalboden angelangt, verläuft der Hauptstamm der Art. infraorbitalis mit dem zweiten Ast des N. trigeminus nach vorn, wobei er für den unteren und den vorderen Umfang der

Orbita kleine Arterien abgibt. Dann tritt er durch das Foramen palatinum (Siebenrock) hindurch und alsdann in den Oberkieferkanal hinein, wo ein Ast von ihm abgegeben wird, welcher rücklaufend in den Knochenkanal des Zygomaticum hineindringt. Ausserdem wird eine Art. palatina lateralis, welche am lateralen Rand der Choane nach vorn verläuft, von ihm abgegeben. Die Art. infraorbitalis wird im Oberkieferkanal zur Art. alveolaris superior, welche ernährende Gefässe für die Zähne und das Gesicht abgibt.

3. *Die Arterien der Nasenhöhle.*

Die Art. supraorbitalis gelangt, wie oben geschildert, in das dorsocaudale Gebiet der Nasenhöhle, wo sie sich in zwei Äste verzweigt. Der eine von ihnen ist die Art. nasalis posterior. Diese verläuft an der hinteren Wand der Nasenhöhle, einem langgestreckten Verbindungsganglion zwischen dem N. ethmoidalis und dem N. maxillaris entlang, in den noch ein Ast des N. palatinus des N. facialis hineintritt, senkrecht nach unten und erreicht den Boden der Nasenhöhle, wo sie mit der Art. palatinonasalis aus der Art. carotis cerebralis anastomosiert. Der andere von ihnen möge vorläufig Art. ethmoidalis heissen. Von der Art. ethmoidalis wird eine Art. frontalis zuerst nach lateral abgegeben, welche mit dem gleichnamigen Nerven verlaufend die Präfrontalgegend mit Blut versorgt. Dann teilt sich die Art. ethmoidalis in zwei Stämme. Der erste ist eine Art nasalis medialis, welche mit Fila olfactoria an der Nasenscheidewand sich verteilt, der zweite ist eine Art. nasalis lateralis für die laterale Wand der Nasenhöhle. (Diese hier gemachten Angaben beruhen in der Hauptsache auf den Befunden an den mikroskopischen Serien.)

b) Art. carotis cerebralis (Taf. 9, Fig. 2).

An der medialen Wand der Paukenhöhle entspringt die Art. carotis cerebralis aus der vorderen oralen Wand der Art. carotis dorsalis, verläuft dem Otooccipitale entlang am Rachendach nach vorn medial, zieht durch den Canalis caroticus oberhalb des Parasphenoid und tritt schliesslich durch die Incisura carotica in die Schädelhöhle hinein. Während dieses Verlaufes begleitet sie den R. palatinus des N. facialis eine Strecke weit.

Kurz bevor die Art. carotis cerebralis in die Schädelhöhle hineintritt, entlässt sie als Ast die Art. palatino-nasalis (Rathke).

Art. palatino-nasalis (Fig. 1). Die Art. palatino-nasalis verläuft am Mundhöhlendach mit dem R. palatinus, an dem Gelenk zwischen dem Proc. basipterygoideus und dem Pterygoid vorbei nach vorn, zieht dann dorsal vom Pterygoid, ventral von den Kaumuskeln und den Augenmuskeln in derselben Richtung weiter und erreicht den Orbitalboden. Hier gelangt sie in die Nachbarschaft des R. palatinus des Facialis (vor dem R. anastomoticus, den derselbe zum N. maxillaris abgibt), verläuft mit diesem weiter nach vorn und gelangt so an die hintere Ecke des Bodens der Nasenhöhle, wo sie mit der Art. nasalis posterior aus der Art. supraorbitalis anastomosiert. Hier kann man leicht ein langes Ganglion feststellen, in das je ein Ast vom N. ethmoidalis, N. maxillaris und R. palat. (N. VII) eintreten. Aus der Anastomose geht eine Arterie, Art. nasalis inferior, am Boden der Nasenhöhle nach vorn. Das Endstück derselben tritt durch den Vomer nach dem Gaumen, wo es mit dem entsprechenden Ast der anderseitigen Arterie eine quere Anastomose bildet. Von dieser queren Anastomose werden viele kleine Ästchen nach vorn und hinten zur Schleimhaut des Gaumens entsendet.

Die Art. carotis cerebralis selbst verbindet sich in der Schädelhöhle mit der Art. spinalis und ernährt das Gehirn, indem sie sich in zwei Hauptäste, Art. encephalica anterior und Art. encephalica posterior (Hochstetter) teilt. Ein Ast der Art. cerebralis anterior aus der

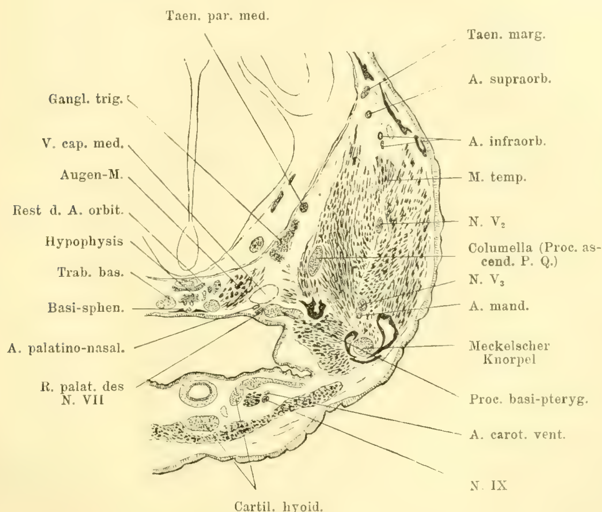


Fig. 1.
Querschnitt durch die Hypophyse und das vordere Ende des Gangl. trigemini von Lacerta agilis. (G. L. 47 mm. K. L. 7 mm.) Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkleinert).

Art. encephalica anterior, Art. ophthalmica, tritt mit dem N. opticus in die Orbita hinein und beteiligt sich an der Bildung der Art. ciliaris.

An der lateralen Seite der Hypophysis konnte ich manchmal einseitig, manchmal beiderseitig eine kleine Arterie aus der Art. carotis cerebralis in den mikroskopischen Präparaten

finden, die zur Hypophyse zu treten scheint. Je jünger die Individuen waren, von denen die Präparate stammten, desto leichter war es, diese kleine Arterie zu finden (Fig. 1).

III. Ramus muscularis. (Taf. 9, Fig. 2.)

Am Schlusse erwähne ich ganz kurz noch den R. muscularis (Rathke). Dieser entspringt aus dem lateralen Abschnitt des Carotisbogens. Er läuft dorsal von der V. jugularis und dem N. vagus nach lateral und teilt sich dann in zwei Äste, einen R. ascendens und einen R. transversus. Diese zwei Äste entspringen manchmal ganz getrennt aus dem lateralen Abschnitt des Carotisbogens. Der R. ascendens verläuft dem N. vagus und der V. jugularis entlang nach cranial und verteilt sich in den Halsmuskeln. Der R. transversus läuft quer nach lateral und verteilt sich in den Schultermuskeln.

Die arteriellen Kopfgefässe der Schildkröte. (Testudo graeca.)

Die gemeinsame Wurzel der Kopf- und Halsarterien der Schildkröten findet man an der dextroventralen Partie des gesamten Truncus arteriosus, der aus dem Herzen hervortritt. Der kurze einheitliche Stamm verläuft in cranialer Richtung eine ganz kurze Strecke weit und teilt sich dann in eine rechte und eine linke Art. anonyma, welche voneinander divergierend sich nach beiden Seiten hinwenden. Sobald die Art. anonyma sinistra die rechte Wand der Speiseröhre erreicht (welche sich nach links wendet und mehr an der

linken Seite des Halses nach dem Magen hingeht), teilt sie sich in zwei grosse Arterien, Art. subclavia sinistra und Art. carotis communis sinistra. Von diesen biegt die Art. subclavia sinistra sofort in scharfem Winkel caudalwärts um, kreuzt den linken Aortenbogen und die linke Art. pulmonalis, indem sie ventral von ihnen verläuft, und zieht dann ventral von dem Ösophagus nach lateral. Die Art. carotis communis sinistra verläuft vor dem Ösophagus und der Trachea schräg gebogen cranialwärts. An der rechten Seite ist die Form der Art. anonyma und deren Verzweigungsweise wie an der linken Seite, nur liegen die arteriellen Gebilde an der rechten Seite direkt vor der Wirbelsäule mit den Muskeln derselben.

Arteria carotis communis (Carotis Bojanus).

Die Art. carotis communis (Taf. 9, Fig. 3) kreuzt sich mit dem Bronchus von ventral und verläuft dann an der lateralen Seite des Halses cranialwärts. Sie wird von Halsmuskeln (M. depressor colli, M. sternohyoideus, M. omohyoideus etc.) bedeckt. In ihrem Verlaufe, bis sie in eine Art. carotis ventralis und eine Art. carotis dorsalis unter der Spitze des Cornu branchiale secundum des Zungenbeins sich teilt, gibt sie folgende Äste ab:

1. Art. thymica.
2. Art. oesophagea.
3. Rr. musculares.

1. Art. thymica. Die Art. thymica entspringt aus der Art. carotis communis an der lateralen Seite caudal vom Bronchus und verläuft nach lateral bis zur Thymus, die sich unmittelbar cranial vom Aortenbogen befindet.

2. Art. oesophagea. In ganz kurzer Entfernung cranial von ihrer Kreuzung mit dem Bronchus gibt die Art. carotis

communis einen ziemlich grossen Ast, welchen man die Art. oesophagea nennen kann, nach medial ab. Die Art. oesophagea verläuft in mediocranialer Richtung, ventral von der Ösophaguswand und teilt sich in kurzer Entfernung vom Ursprung in einen kleinen und einen grossen Ast, von denen der kleine cranialwärts und der grosse caudalwärts verläuft. Der erste mag Art. oesophagea ascendens, und der letztere Art. oesophagea descendens heissen. Die letztere Arterie wendet sich nach ihrem Ursprung plötzlich caudalwärts, verläuft ventral von der Ösophaguswand und dorsal von dem Bronchus und der Art. carotis communis, und versorgt die Ösophaguswand mit Blut. Bojanus schildert die Art. oesophagea als Ast, der aus der Art. subclavia hervortritt, ich selbst finde sie als Ast der Carotis communis.

3. Rr. musculares. Im ganzen Verlaufe der Art. carotis communis werden von derselben viele kleine Muskelästchen für die dort liegenden Muskeln abgegeben.

Die Art. carotis communis verläuft dann an der lateralen Seite des Halses, der Speiseröhre entlang, den N. vagus und die V. jugularis begleitend cranialwärts und verzweigt sich in der Höhe der Spitze des Cornu branchiale II des Zungenbeins in zwei grosse Äste, welche nebeneinanderliegend dorsal vom N. hypoglossus, ventral vom N. glossopharyngeus, bis zum Cornu branchiale I verlaufen. Diese Äste sind

I. Art. carotis ventralis.

II. Art. carotis dorsalis.

I. Arteria carotis ventralis. (Taf. 9, Fig. 3.)

Die Art. carotis ventralis wurde von Bojanus Art. lingualis genannt und als ein Ast seiner Art. carotis erwähnt. Diese Arterie entsendet einige kleine Ästchen für die

ventralen Halsmuskeln, bis sie sich dorsal vom Cornu branchiale II in die folgenden Äste teilt:

1. Art. submentalis.
2. Art. lingualis.

1. Art. submentalis. Die Art. submentalis verläuft zunächst eine kurze Strecke weit rückwärts von der Abgangsstelle, schlägt sich dann an dem hinteren Rand des Cornu branchiale I nach cranial um, wobei sie an der Ventralfläche desselben einen Ast abgibt, und zieht dann schnauzenwärts zwischen dem M. hyomandibularis und dem M. geniohyoideus, vom M. depressor colli bedeckt. Am medialen Rand des M. depressor mandibulae kommt sie durch die Lücke zwischen dem M. depressor colli und dem M. mylohyoideus zum Vorschein und geht nach vorn, der Ansatzlinie des M. mylohyoideus am Unterkiefer entlang, von einer dünnen Bindegewebsmembran bedeckt. Im ganzen Verlaufe gibt die Arterie nur einmal an dem medialen Rand des M. depressor mandibulae lateralwärts einen grossen Ast ab, sonst sind die von ihr entspringenden Ästchen ganz kleine für Muskeln und subkutanes Bindegewebe. Der grosse Ast mag nach seiner Lage Art. subangularis mandibulae heissen. Er liegt an der ventralen Fläche des M. depressor mandibulae, nach laterocaudal hinziehend, und dringt an dem lateralen Winkel des Unterkiefers zwischen dem letzteren und dem hyomandibularen Muskel in die Tiefe, wo er mit einem Ast der inneren Carotis eine Anastomose bildet.

2. Art. lingualis. Dem hinteren Rand des Cornu branchiale I entlang verläuft die Art. lingualis medianwärts zunächst eine kurze Strecke weit von dem N. glossopharyngeus und dem N. hypoglossus, dann nur noch von dem ersteren begleitet, und zieht cranialwärts, von dorsal die Wurzel des Cornu branchiale I überkreuzend. Bis dahin ist die Arterie von

dem M. omohyoideus bedeckt. Da, wo beide Zungenbeinhörner sich mit dem Zungenbeinkörper vereinigen, teilt sich die Arterie in zwei Stämme. Kurz vor dieser Teilung schickt sie an der ventralen Fläche einige kleine Ästchen ab, die sich in der Umgebung des Zungenbeins verzweigen. Die beiden Hauptteiläste sind: a) Art. lingualis propria, b) Art. laryngea.

a) *Art. lingualis propria.* Sie geht etwa unter rechtem Winkel vom Stamme ab, verläuft an der dorsalen Fläche der Wurzel des Cornu branchiale I nach vorn und dringt zwischen dem M. geniohyoideus und dem M. hyoglossus in die Tiefe, wobei sie viele Muskelästchen abgibt. Schliesslich kommt die Arterie in die Zunge, wo ihr Hauptstamm entlang dem Seitenrand der Zunge und unter der Schleimhaut nach vorn verläuft, während einige von ihm abgegebene Äste nach der Zungenwurzel und dem Mundboden hinziehen, um sich dort zu verteilen. Ein Ast des N. glossopharyngeus begleitet den Hauptstamm der Arterie.

b) *Art. laryngea.* Die Art. laryngea verläuft medianwärts an der dorsalen Fläche der Wurzel des Cornu branchiale II und gelangt an den dorsolateralen Teil des Kehlkopfes, wo sie mit der Art. trachealis, welche dem Seitenrand der Trachea entlang nach cranial verläuft, eine Anastomose bildet. Aus dieser Anastomose entspringt von neuem das Gefäss, das den Kehlkopf mit Blut versorgt.

Art. trachealis (Taf. 9, Fig. 3).

An dieser Stelle mag auch eine Erwähnung über die Art. trachealis einen Platz finden, über die vorhin bei den Eidechsen berichtet wurde. Bei den Schildkröten hat die Art. trachealis ein prinzipiell gleiches Verhalten wie bei den Eidechsen.

Die Art. pulmonalis verläuft hinter und parallel dem Aortenbogen nach lateral. In der Nähe des Bronchus biegt sie scharf nach hinten um, nimmt zugleich an Kaliber plötzlich ab und zieht so als dünnes Gefäss mit dem Bronchus in die Lunge hinein. Von der Umbiegungsstelle geht aber ausserdem ein bindegewebiger Strang lateralwärts, der sich zwischen der Art. pulmonalis und der Aorta ausspannt (Lig. arteriosum Botalli), und endlich entspringt hier noch ein dünnes Gefäss, das nach vorn verläuft: der Ursprung der Art. trachealis.

Am Anfang müsste dieses Gefäss, nach seiner Lage, eigentlich Art. bronchialis heissen. Als solche verläuft die Arterie zunächst cranialwärts, ventral vom Bronchus und dorsal von dem Aortenbogen liegend. Dann richtet die Arterie, dem lateralen Umfang des Bronchus entlang, ihren Verlauf trachealwärts und kreuzt sich mit der Art. carotis communis von dorsal. Bald nach dieser Kreuzung teilt sich die Art. bronchialis in drei Äste: a) Art. bronchialis descendens, welche dem Bronchus entlang nach hinten verläuft. b) Art. bronchialis ascendens lateralis, welche dem lateralen Umfang des Bronchus entlang trachealwärts zieht. c) Art. bronchialis ascendens medialis, welche dem medialen Umfang des Bronchus entlang trachealwärts verläuft. Die Äste b) und c) vereinigen sich dann an dem lateralen Umfang der Bifurcatio tracheae in eine Art. trachealis, welche an der lateralen Seite der Luftröhre oralwärts zieht.

In ihrem Verlaufe begleitet die Art. trachealis den R. laryngeus des N. vagus und gibt einen kleinen Ast ab, welcher an der Ventralfläche der Trachea nach vorn in den Zwischenraum zwischen Zungenbeinkörper und Kehlkopf hineintritt. Der Hauptstamm der Art. trachealis erreicht die Dorsalfläche des Kehlkopfes, wo er mit der Art. laryngea anastomosiert, wie schon bei der Art. carotis ventralis gesagt wurde.

II. Arteria carotis dorsalis. (Taf. 9, Fig. 4.)

Nachdem die Art. carotis dorsalis sich von der Art. carotis communis abgezweigt hat, kreuzt sie sich mit dem N. hypoglossus, läuft dorsal vom Cornu branchiale I vorbei und kommt in einen Raum, den man dorsal vom M. hyomandibularis findet, den R. posterior des N. facialis eine kurze Strecke begleitend. Am hinteren Umfang des Articulare und der Tuba auditiva verzweigt die Carotis dorsalis sich in zwei Hauptstämme, A. eine Art. temporomaxillaris und B. eine Art. carotis cerebralis. Nach Bojanus ist das Stück, das ich schon Art. carotis dorsalis genannt habe, noch immer Art. carotis, und ihre zwei Äste nannte er Art. carotis interna s. cerebralis und Art. carotis externa. Wenn diese Art. carotis externa in die Schläfengrube gekommen ist, wird sie von ihm Art. temporomaxillaris genannt.

Von ihrem Ursprung bis dahin gibt die Art. carotis dorsalis viele kleine Äste ab, welche zunächst zu erwähnen sind.

1. Art. colli ventralis superficialis (Taf. 9, Fig. 3). Diese Arterie entspringt caudal von dem Cornu branchiale I und oral von dem N. hypoglossus aus dem ventralen Umfang der Art. carotis dorsalis, läuft dann ein wenig nach lateral, durchbohrt den M. depressor colli und verbreitet sich subkutan an der ventralen Fläche der vorderen Hälfte des Halses in der Art, die im Japanischen recht anschaulich als „Weidenverzweigung" bezeichnet wird.

2. Ein Ast, welcher mit der Art. submentalis eine Anastomose bildet: R. anastomoticus (Taf. 9, Figg. 3 u. 4).

3. Art. pharyngea (Taf. 9, Figg. 3 u. 4). Diese Arterie gibt viele Ästchen ab, a) *Rr. musculares* für benachbarte Muskeln (M. depressor mandibulae, M. hyomandibularis etc.), b) *Art. tubae auditivae*, c) *Art. pterygoidea*. Die Arterie zieht sich ventral von der Tuba auditiva oral-

wärts und verläuft an den M. pterygomandibularis, die Chorda tympani begleitend. Ausser diesen gibt es noch viele Muskeläste und andere kleine Äste, welche zwischen dem Muskel und dem Unterkiefer in die Tiefe eindringen. d) *Art. pharyngea propria.* Dorsal von der Tuba auditiva geht sie in den Retropharyngealraum.

Dann bringe ich hier die zwei Hauptstämme der Art. carotis dorsalis zur Beschreibung.

A Art. temporomaxillaris (Taf. 9, Fig. 4).

Erst nimmt die Art. temporomaxillaris ihren Verlauf hinter der Tuba auditiva in dorsocranialer Richtung. In der Paukenhöhle zieht sie unmittelbar hinter der Columella auris, dringt in den Canalis caroticus externus (Siebenrock) zwischen dem Quadratum und dem Otosphenoideum und kommt in der Schläfengrube aus dem Foramen carotico-temporale (Brühl) zutage. In diesem Verlauf gibt sie die Art. mandibularis ab, welche noch zwischen dem Quadratum und dem Otosphenoideum über der Columella auris nach vorn tritt. Kurz vor dem Austritt der Art. temporomaxillaris aus dem Canalis caroticus externus mündet eine Arterie (Art. cervicalis), welche aus der Art. subclavia herstammt und in der Tiefe der Halsmuskulatur geradlinig nach cranial verläuft, in die erstere hinein. Nach dem Austritt aus dem Canalis caroticus externus verläuft die Art. temporomaxillaris aufwärts gekrümmt den Schädelknochen in der Schläfengrube dicht anliegend, nach der Orbita. Dabei ist ihre hintere Hälfte von dem M. temporalis (Bojanus) bedeckt, während die vordere Hälfte frei an dem oberen Rand des Muskels liegt. Aus dem Hauptgefässe entspringen nur kleine Muskelästchen. An dem vorderen oberen Umfang der Temporalgrube schlängelt sich die Arterie und zieht in die Orbita hinein.

1. *Die Arterien der Orbita und der Nasenhöhle.*

An dem hinteren oberen Umfang der Orbita teilt sich die Art. temporomaxillaris in zwei, a) eine Art. supraorbitalis, und b) eine Art. infraorbitalis.

a) Art. supraorbitalis (Taf. 9, Fig. 4). Die Art. supraorbitalis geht nach vorn oben in den oberen Orbitalraum. An der hinteren oberen Partie des Bulbus oculi anliegend gibt sie lateral- und medialwärts je einen Ast ab, die sich beide nach ganz kurzem Verlauf in je ein arterielles Wundernetz auflösen. Die Hauptfortsetzung der Art. supraorbitalis verläuft stets dem Bulbus anliegend nach vorn und gibt auf diesem Wege viele Ästchen für das obere Lid ab. Ausserdem stammen aus dieser Hauptfortsetzung die Art. glandularis für die Hardersche Drüse und viele kleine Äste für die benachbarten Gewebe. Das Endstück tritt in die Nasenhöhle hinein.

Aus dem medialen arteriellen Wundernetz stammt besonders eine Arterie, welche ich nach ihrer Lage eine Art. frontalis nennen möchte. Die Art. frontalis kreuzt sich mit dem N. oculomotorius und dem N. trochlearis (ventral von denselben liegend), liegt dann dorsal vom N. opticus, und verläuft dann an der unteren Fläche des M. rectus superior und des M. obliquus superior mit dem ersten Ast des N. trigeminus nach vorn. Schliesslich kommt die Arterie durch den vorderen Augenhöhlenwinkel an dem vorderen Ende des Kopfes an und verteilt sich dort.

Am lateralen Umfang des N. opticus bildet die Art. frontalis eine Anastomose mit einem Ast der Art. orbitalis, welche ein Ast der Art. carotis cerebralis ist und mit dem N. oculomotorius zusammen in die Orbita hineintritt. Aus dieser Anastomose stammen kleine kurze und lange Arterienästchen, welche wie die Nn. ciliares in den Bulbus hineindringen. An der Stelle, wo die oben genannte Anastomose

stattfindet, kann man ein Ganglion ciliare und viele Ciliarnerven wahrnehmen. Diese kleinen, in den Bulbus hineindringenden Arterien wären die Artt. ciliares. Bojanus gab ausserdem eine Art. optica an, welche mit dem N. opticus in die Orbita hineinkommt. Aber es ist mir unklar geblieben, ob diese Arterie wirklich vorhanden ist oder nicht.

b) Art. infraorbitalis (Taf. 9, Fig. 4). In der hinteren Partie der Orbita, zwischen dem Bulbus und dem Zygomaticum, wendet sich die Art. infraorbitalis nach dem Orbitalboden. Dabei gibt sie zwei Äste ab. Der eine von ihnen verzweigt sich an dem hinteren unteren Teil des Bulbus, der andere ist ein nach hinten laufender Muskelast. Dann trifft die Art. infraorbitalis den zweiten Ast des N. trigeminus und verläuft mit ihm zusammen an dem Orbitalboden nach vorn. Dabei gibt sie einen ziemlich starken Ast ab, welchen man eine Art. palatina nennen kann.

Die Art. palatina verlässt die Orbita durch das Foramen palatinum posterius am Orbitalboden und kommt an der unteren Fläche des Gaumens zum Vorschein. Nachdem sie kleine Äste, die die hintere Partie des Gaumens mit Blut versorgen, nach hinten abgeschickt hat, wird ein grosser Ast von ihr nach vorn abgegeben. Dieser neue Ast kommt durch die Choane an den Boden der Nasenhöhle und verzweigt sich dort. An der vorderen Partie des Gaumens findet eine quere Anastomose zwischen den beiderseitigen Artt. palatinae statt. Aus dieser Anastomose entspringen kleine Arterien je nach hinten und vorn, die Schleimhaut des Gaumens zu ernähren. Das Hauptstück der Art. palatina tritt durch einen Canalis praepalatinus in die Nasenhöhle ein, wo es als Art. nasalis anterior mit der Art. nasalis posterior aus der Art. infraorbitalis anastomosiert und mit vielen Zweigen die mediale und die laterale Wand der Nasenhöhle versorgt. Ein Rest der Art. palatina geht nach vorn, zu dem Zwischenkiefer.

Der Hauptstamm der Art. infraorbitalis läuft am Orbitalboden nach vorn, der unteren Fläche des Bulbus dicht anliegend und vom M. rectus inferior bedeckt. Am vorderen unteren Umfang der Orbita teilt er sich in zwei Arterien, eine Art. nasalis posterior und eine Art. alveolaris superior (supramaxillaris Bojanus). Die Art. nasalis posterior tritt an der vorderen Wand der Orbita durch das Foramen palatino-nasale (Bojanus) in die Nasenhöhle hinein, wo sie die hintere Partie der Nasenhöhle mit Blut versorgt. Die Art. alveolaris superior tritt durch das Foramen alveolare superius (Siebenrock) in den Oberkieferkanal hinein und ernährt den Oberkiefer.

In seinem Verlauf gibt der Hauptstamm der Art. infraorbitalis für den unteren Orbitalraum viele kleine Ästchen ab.

An der Blutversorgung der Nasenhöhle beteiligt sich auch ein Endast der Art. supraorbitalis.

2. Art. mandibularis (inframaxillaris Bojanus).

Nachdem die Art. mandibularis (Taf. 9, Fig. 4) aus der Art. temporomaxillaris entsprungen ist, verläuft sie durch den schon erwähnten zwischen dem Quadratum und dem Otosphenoid gelegenen Kanal an der medialen Wand der Paukenhöhle nach vorn. Dabei findet man unterhalb des Arterienverlaufes die Columella auris, die von der Arterie in der Richtung von hinten nach vorn überschritten wird. Hinter dem Foramen, durch das der N. trigeminus aus der Schädelhöhle heraustritt, kommt die Arterie zutage, biegt sich sofort fast rechtwinklig nach ventral um und verläuft mit dem N. mandibularis des N. trigeminus in den Kaumuskeln nach dem Unterkiefer, wobei sie Muskeläste abgibt. Kurz bevor sie in den Primordialkanal des Unterkiefers hineintritt, gibt sie durch einen vorderen kleinen Kanal des Supraangulare einen kleinen Ast für den Mundwinkel ab.

Im Primordialkanal des Unterkiefers verläuft die Art. mandibularis zuerst an dem lateralen Umfang des Meckelschen Knorpels entlang nach vorn, wo sie eine Arterie abgibt, welche stets lateral von dem Meckelschen Knorpel nach vorn verläuft und durch feine Knochenkanälchen nach der Aussenfläche der hinteren Partie des Unterkiefers kleine Ästchen entsendet. Der Hauptstamm der Art. mandibularis gelangt über den Meckelschen Knorpel hinweg an die mediale Seite desselben mit dem N. mandibularis. Dabei schickt er kleine Ästchen ab, welche über den Meckelschen Knorpel hinweg durch Foramina dentofacialia an die Aussenseite des Unterkiefers treten. Endlich tritt die Arterie aus dem Unterkieferkanal (der eines medialen knöchernen Abschlusses entbehrt) heraus an den Mundboden, gibt hier Äste für die Sublingualdrüse ab und verläuft dann weiter nach vorn. Irgendwelche Anastomosen zwischen ihr und der Art. lingualis sind nicht zu finden.

An der Umbiegungsstelle der Art. mandibularis hinter der Austrittsstelle des N. trigeminus aus der Schädelhöhle gibt die Arterie eine ganz kleine und eine grosse Arterie ab. Die erste kleine Arterie konnte ich nicht weit verfolgen. Die grosse Arterie dringt dem N. trigeminus entlang in die Schädelhöhle hinein, durchbohrt lateral vom Ganglion trigemini die Dura mater und bildet an der Hirnbasis mit der Hirnarterie eine Anastomose.

Der Ursprung der Art. mandibularis bei den Schildkröten ist sehr verschieden je nach den Species.

B. Art. carotis cerebralis (Taf. 9, Fig. 4).

An der Schädelbasis verläuft die Art. carotis cerebralis nach vorn und tritt durch den Canalis caroticus in dem Basisphenoid in die Schädelhöhle hinein. Dort teilt sie sich in eine Art. cerebri anterior, eine Art. cerebri

media, eine Art. cerebri posterior und eine Art. basilaris, welche mit einem Ast der Art. spinalis anastomosiert. Ausserdem schickt die Art. carotis cerebralis eine Art. orbitalis in die Orbita ab. Trotzdem Bojanus bei Testudo

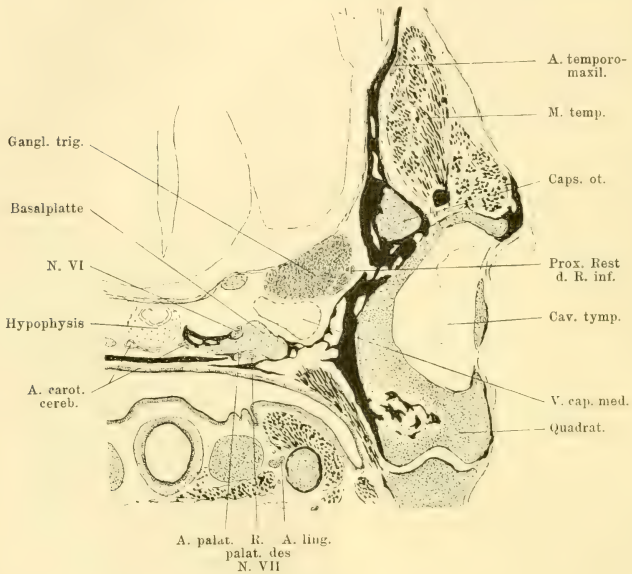


Fig. 2.

Querschnitt durch das Ganglion trigemini von Emys europaea (Nr. 3), entsprechend dem vorderen Ende der Ohrkapsel. Vergr. Zeiss a_2—3 (auf $^3/_4$ verkl.).

europaea (d. h. Emys lutaria) diese Art. orbitalis angegeben hat, hat M. Hofmann merkwürdigerweise bei Testudo graeca dieselbe gar nicht erwähnt.

Kurz vor ihrem Eintritt in die Schädelhöhle entsendet die Art. carotis cerebralis einen kleinen Ast an der Schädelbasis nach vorn, welcher als eine Art. palatina mit dem R. palatinus (N. VII) durch das Palatinum nach vorn verläuft.

Endlich habe ich in mikroskopischen Präparaten von Emyden konstatiert, dass eine quere Anastomose zwischen der beiderseitigen Artt. carotides cerebrales an der unteren Fläche der Hypophysis stattfindet (Texfig. 2)

Die arteriellen Kopfgefässe der Krokodile.

Ich habe leider kein Material zur makroskopischen Präparation der Kopfarterien der Krokodile gehabt, infolgedessen habe ich dieselben nur an den Serien des Wiedersheimschen Embryonenmateriales (Crocodilus biporcatus) untersucht, die der Shiinoschen Arbeit zugrunde liegen (Anat. Hefte, Bd. 50, H. 2, 1914). Die Gefässanordnung ist hier natürlich noch embryonal und zeigt hauptsächlich die Beziehungen zum Chondrocranium, aber ich glaube doch, dass man daraus die definitive Form der Kopfarterien der Krokodile gut verstehen kann. Die letzteren sind einerseits von Rathke und neuerdings von Hochstetter genau beschrieben worden; mit den Befunden des letzteren stimmen die meinigen gut überein.

I. Arteria subvertebralis.

Die beiden Artt. subvertebrales verlaufen nebeneinander liegend und von einer und derselben Gefässscheide umhüllt, dorsal von der Speiseröhre, in der Furche der beiderseitigen langen Halsmuskeln vor der Wirbelsäule cranialwärts (Fig. 3) und gehen in der Höhe zwischen dem ersten und dem zweiten Halswirbel divergierend voneinander nach rechts und links. Diese divergierenden Gefässe heissen Artt. caroti-

des dorsales (Hochstetter). Die Artt. subvertebrales verschmelzen in späteren Entwickelungsstadien miteinander und werden ein einheitliches Gefäss. Ich habe diese Umformung ganz genau festgestellt, so dass mir an der Entwickelung der einheitlichen Art. subvertebralis durch Verschmelzung der beiderseitigen Gefässe kein Zweifel zu bleiben scheint. Nach der Angabe Rathkes gibt diese Arterie einen Ast zur Anasto-

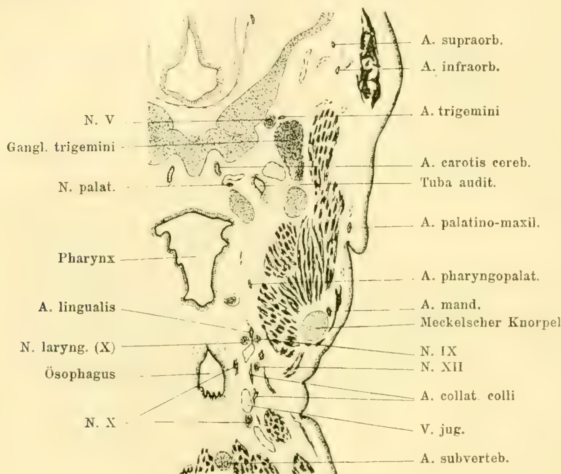


Fig. 3.

Querschnitt durch den hinteren Umfang der Hypophyse vom Krokodil. (Serie III.) Vergr. Zeiss a_2—1 (auf 3/4 verkl.).

mose mit der Art. vertebralis anterior aus der Art. subclavia sowie einige Muskeläste ab, Hochstetter gab dasselbe an; an den von mir untersuchten Köpfen, die vom Halse abgeschnitten waren, konnte ich darüber nichts feststellen. Später bildet sich die rechte Wurzel der Art. subvertebralis zurück, und nur die linke Wurzel bleibt als das Hauptgefäss übrig (Rathke, Hochstetter).

Arteria carotis dorsalis.

Da die „Art. carotis“ communis einen Arterienstamm für den Kopf und den Hals bezeichnet, trifft die Benennung Rathkes „Art. carotis communis“ für das hier zu schildernde Gefäss nicht zu, dagegen wäre der Ausdruck Hochstetters resp. Mackays „Art. carotis dorsalis“ am Platze.

Die Art. carotis dorsalis verläuft vor dem langen Halsmuskel nach laterodorsal, wo man hinter derselben und ihr parallel einen Sympathicusstrang findet, und dann gehen die Arterie und der Nerv weiter, dorsal von dem medialen Ast des N. vagus, ventral von dem N. glossopharyngeus, dem lateralen Ast des N. vagus und dem N. hypoglossus, nach der Schädelbasis (Basalplatte). An der Stelle, wo sich die Arterie mit dem medialen Ast des N. vagus kreuzt, gibt sie einen Ast nach lateral, welcher etwas nach hinten seine Richtung nimmt und dann quer bis zum Unterkiefergelenk verläuft. Dieser Ast heisst die Art. maxillaris interna (Rathke, Hochstetter).

Der Hauptstamm der Art. carotis dorsalis verläuft an der medialen Wand der Tuba auditiva, an der Unterfläche der Basalplatte, nach lateral sich umbiegend, nach vorn, und liegt dabei eine Strecke weit mit dem R. palatinus (VII) zusammen in einer Furche, die lateral von der Pars cochlearis capsulae auditivae, zwischen dieser und einer am unteren Rande der Fenestra prootica nach aussen vorspringenden Knorpelleiste liegt. An der unteren Fläche des Proc. subcapsularis (vgl. Shiinos Arbeit) gibt die Art. carotis dorsalis nach lateral eine Arterie ab, die zu der Art. temporoorbitalis (Hochstetter, Art. temporalis Rathkes) wird. Von hier an heisst der Stamm des Gefässes Art. carotis cerebralis. Im folgenden werden die Äste der Art. carotis dorsalis genauer geschildert.

1. Art. maxillaris interna.

Die Art. maxillaris interna entspringt aus der lateralen Seite der Art. carotis dorsalis in dem Retropharyngealraum. Sie wendet sich dorsolateral und verläuft dann vor dem M. pterygomandibularis, mit der V. mandibularis von dorsal sich kreuzend, und an dem vorderen Umfang des Unterkiefergelenkes vorbei, quer nach lateral. An dem vorderen lateralen Umfang des Unterkiefergelenkes teilt sie sich in zwei Äste, eine Art. palatinomaxillaris und eine Art. mandibularis. In diesem Verlaufe steht die Art. maxillaris interna durch eine Anastomose mit der Art. collateralis colli in Verbindung.

a) *Art. palatinomaxillaris* (A. dentalis superior nach Rathke, Hauptfortsetzung der Art. maxill. int. nach Hochstetter).

Die Art. palatinomaxillaris (Fig. 3 u. 4) steigt in jüngeren Stadien (No. III) an der lateralen Fläche des M. pterygomandibularis auf und biegt in dem medial von dem Zygomaticum gelegenen Raum nach vorn um. Nun verläuft sie stets nach vorn, medial vom Quadratojugale und Zygomaticum, lateral vom M. pterygomandibularis und über den M. pterygoideus, und gelangt dann auf den Orbitalboden. Am Orbitalboden verlaufen die Art. palatinomaxillaris und die Art. infraorbitalis nebeneinander und anastomosieren auch untereinander. Die Hauptfortsetzung der Art. palatinomaxillaris zieht sich medial vom Maxillare an dem Gaumen nach vorn als die Art. palatina (Fig. 5).

Im späteren Entwickelungsstadium (No. VIII) ist das Verhalten der Art. palatinomaxillaris etwas komplizierter. Zwischen ihr und der Art. infraorbitalis, die neben ihr am Orbitalboden nach vorn verläuft, haben sich mehr Anastomosen gebildet, und aus einer derselben entspringt ein Ast, welcher mit einem

Nerven in das Zygomaticum rücklaufend hineintritt. Aus der Art. palatinomaxillaris entspringt ferner ein Ast, die Art. palatina, welche durch das Foramen palatinum posterius an den Gaumen gelangt und im lateralen Gebiet desselben der Innen-

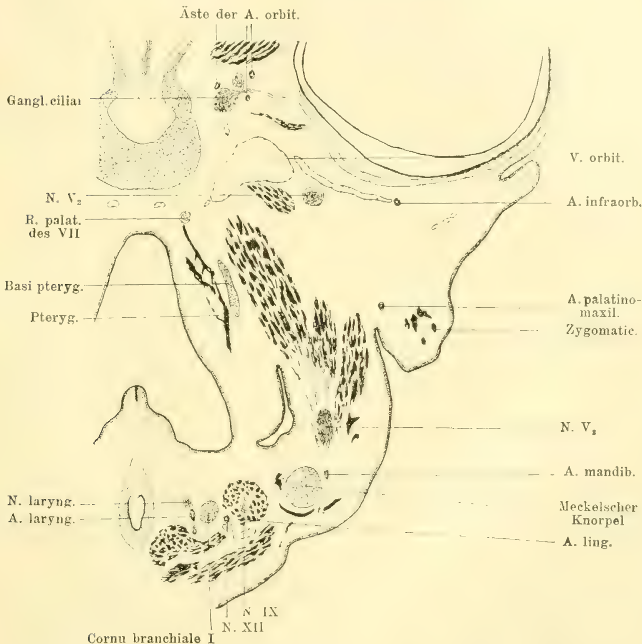


Fig. 4.

Querschnitt durch die ungefähre Mitte der Orbita vom Krokodil. (Serie III.) Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkl.).

seite des Oberkiefers entlang nach vorn läuft. An der Austrittsstelle aus dem Foramen gibt die Arterie nach hinten viele kleine Ästchen ab. Hochstetter hat diese Art. palatina erwähnt, aber Rathke nicht. Im vorderen unteren Umfang der Orbita vereinigen sich die Art. infraorbitalis und die Art. palatino-

maxillaris zu einem Stamm, welcher die Art. alveolaris superior heissen dürfte. Diese Arterie gibt einen Ast, die Art. alveolaris superior posterior, für die hintere Partie des Oberkiefers ab und verläuft selbst als Art. alveolaris superior anterior mit dem N. alveolaris superior

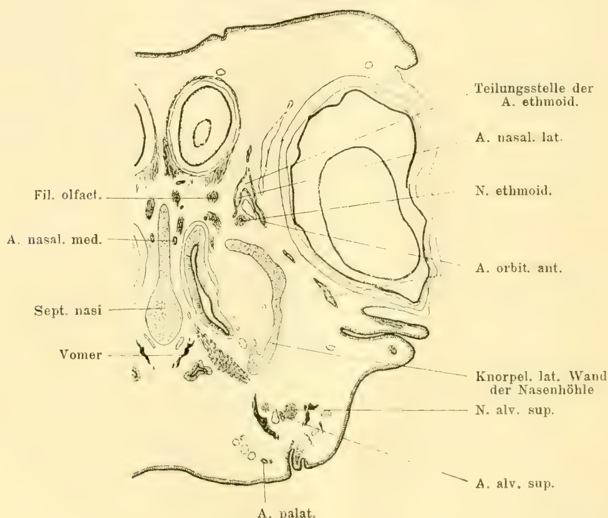


Fig. 5.

Querschnitt durch die kaudale Partie der Nasenhöhle vom Krokodil. (Serie III.) Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkl.).

in dem Oberkieferkanal nach vorn, wobei sie für Zahnwurzeln und die Aussenseite des Oberkiefers kleine Verzweigungen abgibt und auch mit der Art. palatina mehrfach anastomosiert.

b) *Art. mandibularis* (dentalis inferior nach Rathke, alveolaris inferior nach Hochstetter).

Die Art. mandibularis (Textfig. 3 u. 4) tritt (No. III) an dem vorderen lateralen Umfang des Kiefergelenkes, medial

vom Supraangulare, in den Primordialkanal des Unterkiefers, wobei sie den N. mandibularis, der von oben innen nach dem Unterkiefer herabsteigt, als Begleiter bekommt. Im Primordialkanal des Unterkiefers verläuft die Arterie dem lateralen Umfang des Meckelschen Knorpels entlang nach vorn. Am Anfang des Verlaufes gibt sie einen Ast, die Art. mylohyoidea, nach lateral. Diese Art. mylohyoidea verläuft zwischen dem lateralen Umfang des Meckelschen Knorpels und der medialen Fläche des Supraangulare und des Angulare mit dem N. mylohyoideus zusammen nach unten, und tritt durch die grosse Lücke zwischen Angulare und Spleniale medialwärts an den Mundboden, wo sie dem Ansatz des M. mylohyoideus an dem Unterkiefer entlang nach vorn verläuft. Der Hauptstamm der Art. mandibularis zieht stets dorsal und lateral vom Meckelschen Knorpel nach vorn und gibt dabei für die laterale Seite des Unterkiefers viele das Dentale durchbohrende Ästchen ab.

Im späteren Entwickelungsstadium (No. VIII) ist das Verhältnis zwischen der Art. mandibularis und dem Meckelschen Knorpel etwas anders geworden. Nur in der Anfangsstrecke ihres Verlaufes liegt die Arterie am oberen lateralen Umfang vom Meckelschen Knorpel, weiter vorn aber tritt sie mit dem N. mandibularis zusammen in einen Kanal des Dentale (Canalis alveolaris inferior) hinein, so dass die direkte Beziehung zwischen der Art. mandibularis und dem Meckelschen Knorpel aufhört. Die Art. mylohyoidea steht durch eine Anastomose mit der Art. lingualis in Verbindung.

Schliesslich sind noch die Verzweigungen der Art. maxillaris interna in ihrem Wurzelgebiet zu erwähnen.

Während ihres queren Verlaufes medial von dem Kiefergelenke hat die Art. maxillaris interna viele Äste abgegeben. Es sind: 1. Art. pharyngopalatina (Fig. 3). Diese verläuft median vom M. pterygomandibularis an der lateralen

Seitenwand des Rachens nach oben und begibt sich endlich nach der hinteren Partie des Gaumens. 2. Ein Ast, welcher an der medialen Fläche des M. pterygomandibularis nach ventral verläuft. 3 Ein Ast, welcher an der medialen Seite des Quadratum nach dorsal verläuft.

2. Art. temporoorbitalis.

Die Art. temporoorbitalis ist ein Ast der Art. carotis dorsalis. Sie entspringt an der unteren Fläche des Proc. subcapsularis aus der Art. carotis dorsalis und verläuft zwischen der medialen Wand der Paukenhöhle und der lateralen Seite der Capsula otica nach dorsolateral (Textfig. 6). Dann zieht die Arterie sich in einer Schleimhautfalte, welche man an dem dorsalen Umfang der Paukenhöhle findet, nach lateral vorn und tritt über die Columella auris hinüber. Endlich erreicht sie die Temporalgrube, lateral von der V. temporalis, hinter dem knorpeligen Quadratum und medial von dem Squamosum laufend. In der Schläfengrube teilt sich die Arterie für eine kurze Strecke in zwei Äste, die aber bald wieder zusammengehen (Textfig. 7) und tritt nun als ein Stamm nach vorn in die Orbita.

Hinter und unter der Columella auris entspringt aus der Art. temporoorbitalis eine grosse Arterie in caudaler Richtung (Textfig. 7). Sie biegt sofort ventralwärts um und verläuft medial von dem Ceratohyale Parkers und lateral von der V. temporalis, wobei sie den hinteren Ast des N. facialis begleitet. An dem ventralen Umfang der Zusammenflussstelle der Venen von dem Kopf und dem Unterkiefer in eine grosse Halsvene biegt die Arterie fast senkrecht nach medial um, geht hinter den Wurzeln der hinteren Hirnnerven hinweg, zieht dann dem unteren Umfang der Basalplatte und der Halswirbelsäule entlang, mit einer Vene zusammen, nach caudal und

endet schliesslich in den Halsmuskeln und den benachbarten Geweben.

In weiteren Entwickelungsstadien erkennt man, dass eine Anastomose zwischen der eben erwähnten Arterie und der

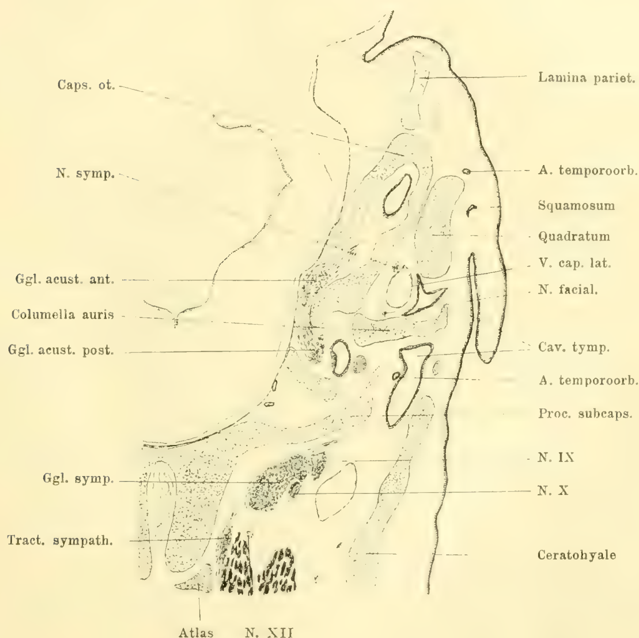


Fig. 6.

Querschnitt durch die Ohrkapsel, entsprechend den Foramina acust. und der Columella auris vom Krokodil. (Serie III.) Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkl.).

Art. maxillaris interna entstanden ist, so dass die Art. temporoorbitalis nunmehr zwei Wurzeln hat. Die von Anfang an bestehende Wurzel, welche als die primäre Wurzel zu gelten hat, ist in dem mir vorliegenden Fall (No. VIII) verkleinert,

und die neu entstandene Wurzel, welche die sekundäre Wurzel wäre, ist so gross wie ein Hauptstamm. Ausserdem entspringt noch ein Ast aus dem medialen Abschnitt der Art. maxillaris interna, sowie ein Ast aus der sekundären Wurzel der Art. temporoorbitalis,

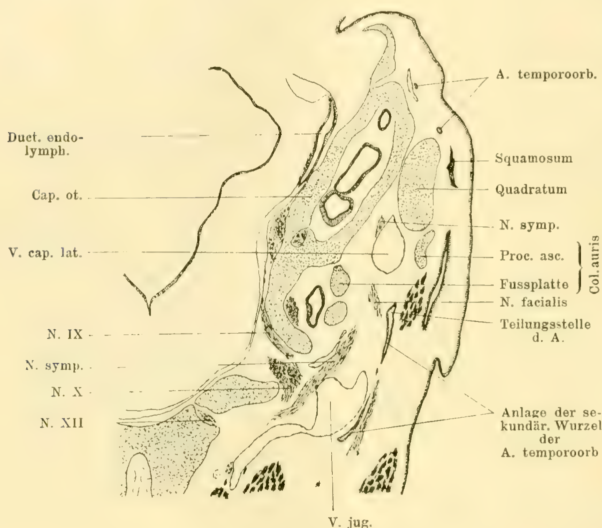


Fig. 7.

Querschnitt durch die Ohrkapsel, entsprechend dem hinteren Umfang der Columella auris vom Krokodil. (Serie III). Vergr. a_2—3 (auf $^3/_4$ verkl.).

nach hinten unten. Doch besteht zwischen diesen beiden Ästen keine Vereinigung. Hochstetter hat die primäre und die sekundäre Wurzel der Art. temporoorbitalis beschrieben und dazu noch eine tertiäre Wurzel. Die eben von mir beschriebene primäre und die sekundäre Wurzel stimmen mit denen von Hochstetter ganz überein. Weiter meine ich nach der Darstellung Hochstetters auch, dass die zwei von mir

zuletzt beschriebenen Äste die Anlage der tertiären Wurzel seien, d. h. später zur Vereinigung kommen.

3. Arterien der Orbita.

Die Art. temporoorbitalis teilt sich im hinteren oberen Umfang der Orbita in zwei Äste, eine Art. supraorbitalis und eine Art. infraorbitalis (Textfig. 3).

Die Art. supraorbitalis verläuft an dem Orbitaldach nach vorn und ernährt das dort liegende Gewebe.

Die Art. infraorbitalis (Textfig. 4) begibt sich im hinteren Umfang der Orbita nach dem Orbitalboden. In diesem Verlauf verzweigt sich die Arterie in zwei. Die eine von ihnen verläuft an dem Orbitalboden nach vorn und verbindet sich mit der Art. palatinomaxillaris durch eine Anastomose, von der die Art. alveolaris superior posterior ausgeht. Die andere von ihnen geht in den Oberkieferkanal hinein und wird die Art. alveolaris superior anterior. Ausserdem wird die Arterie für das untere Augenlid von ihr abgegeben. Vor der eben geschilderten Verzweigung steht die Art. infraorbitalis mit der Art. orbitalis durch eine Anastomose in Verbindung.

Die Art. orbitalis (Fig. 4) ist ein Ast der Art. carotis cerebralis, der von dieser an der lateralen Seite der Hypophysis abgegeben wird. Die Art. orbitalis tritt subdural durch die Fenestra metoptica mit dem N. oculomotorius in die Orbita hinein. Sobald sie in der Orbita sich befindet, gibt sie einen Ast ab, welcher mit dem ersten Ast des N. trigeminus rückwärts verläuft und neben dem Ganglion trigemini verschwindet. Dieser Ast dürfte der von Hochstetter angegebenen Art. trigemini entsprechen. Ausserdem wird ein Ast von der Art. orbitalis abgegeben, welcher mit dem N. mandibularis nach ventral verläuft.

Im hinteren unteren Umfang der Orbita, und zwar zwischen

dem N. opticus und den dort liegenden Augenmuskeln besteht eine Anastomose zwischen der Art. orbitalis und der Art. infraorbitalis. Aus dieser Anastomose entspringen viele Äste, welche in der Umgebung des N. opticus sich durcheinander flechten. Die Artt. ciliares, welche zu dem Augapfel treten, werden aus diesem Geflecht entsendet.

Im vorderen Umfang der Orbita befinden sich die Äste der Art. ethmoidalis (Fig. 5), die aus der Art. cerebralis posterior entspringt. Ein grosser Ast von ihnen versorgt den vorderen Augenwinkel und das sogenannte dritte Augenlid mit Blut. Auch das arterielle Gefäss für die Hardersche Drüse wird von ihr abgegeben.

In weiteren Entwickelungsstadien findet man viele Anastomosen zwischen der Art. infraorbitalis und der Art. palatinomaxillaris, wie schon gesagt.

Die hier geschilderte Arterien-Anordnung der Orbita kann schon als definitive Form betrachtet werden, da sie mit der Angabe Hochstetters über die definitiven Orbitalarterien sehr gut übereinstimmt. Auch die Angabe Rathkes finde ich im allgemeinen bestätigt, nur vermochte ich die von ihm erwähnte Art. ophthalmica, die als ein Ast der Art. cerebralis anterior mit dem N. opticus in die Orbita hineintreten soll, ebensowenig festzustellen wie Hochstetter.

4. Art. carotis cerebralis (Textfig. 3).

Nachdem die Art. carotis dorsalis die Art. temporoorbitalis nach lateral abgegeben hat, wird die Fortsetzung der Art. carotis dorsalis die Art. carotis cerebralis, wie schon gesagt. Die Art. carotis cerebralis passiert durch einen tiefen Einschnitt hindurch, welchen man ventral von der Kuppel der Pars cochlearis der Ohrkapsel, zwischen dieser und dem Proc. basitrabecularis findet. An dieser Stelle trennt die Arterie sich vom R. palatinus des Facialis. Dann tritt die Art. carotis

cerebralis an der Seite der Hypophysis entlang am hinteren lateralen Umfang der Fenestra hypophyseos in die Schädelhöhle hinein, wobei sie durch eine grosse quere Anastomose an der Unterfläche der Hypophyse mit der Arterie der anderen Seite anastomosiert, wie schon Hochstetter angab. Sobald die Art. carotis cerebralis in die Schädelhöhle hineingetreten ist und sich der lateralen Seite des Zwischenhirns entlang nach dorsal gewendet hat, gibt sie am lateralen Umfang der Hypophyse nach lateral durch die Fenestra metoptica einen Ast, die Art. orbitalis, ab. Auch die Stammwurzel der Nasenarterien, die Art. ethmoidalis, stammt aus der Art. carotis cerebralis. Der Hauptstamm der Art. carotis cerebralis teilt sich in der Schädelhöhle in die Art. encephalica anterior und die Art. encephalica posterior (Hochstetter).

5. Die Arterien der Nasenhöhle.

Ein Ast der Art. carotis cerebralis, die Art. cerebralis posterior der Art. encephalica anterior (Hochstetter) verläuft dorsal von der Hemisphäre und dorsomedial von dem Lobus olfactorius nach vorn und vereinigt sich schliesslich mit der der anderen Seite zu einem einheitlichen Gefäss. Dieses Gefäss tritt zwischen beiden Bulbi olfactorii nach ventral hindurch, wo es die Endäste der an der ventralen Fläche des Tractus olfactorius nach vorn laufenden Artt. cerebrales anteriores in sich aufnimmt. Das Gefäss teilt sich bald wieder in zwei Artt. ethmoidales.

Die Art. ethmoidalis (Textfig. 5) kommt an die hintere Dachpartie der Nasenhöhle, wo sie sich wieder in einen medialen und einen lateralen Ast teilt, die die Fila olfactoria zwischen sich fassen. Der mediale Ast wäre die Art. nasalis medialis; er verbreitet sich an der Nasenscheidewand. Der laterale Ast verzweigt sich nochmals in einen medialen und

einen lateralen Ast. Der neue laterale Ast tritt hinter dem Präfrontale in den vorderen Umfang der Orbita hinein und wird, wie schon gesagt, die Arterie für den vorderen Augenwinkel und für die Hardersche Drüse. Der neue mediale Ast versorgt die laterale Wand der Nasenhöhle mit Blut und könnte deshalb Art. nasalis lateralis heissen.

II. Arteria collateralis colli (Rathke, Hochstetter).

An der Serie No. III der Wiedersheimschen Krokodilembryonen konnte ich den Ursprung der Art. collateralis colli nicht feststellen, weil der Kopf zu hoch vom Halse geschnitten worden ist. Aber an dem Präparate des jungen Stadiums (No. XII) konnte ich genau konstatieren, dass die Art. carotis ventralis, welche die Vorstufe der Art. collateralis colli sein muss, aus dem ventralen Abschnitt des dritten Arterienbogens entspringt. Auch konnte ich gut finden, dass zwei Äste, je einer für den Ober- und den Unterkiefer, aus der Art. carotis ventralis nach lateral abgehen.

An der lateralen Wand des Ösophagus verläuft die Art. collateralis colli mit der V. jugularis und dem N. vagus zusammen nach cranial (Textfig. 3). Einige Halsmuskeln bedecken die Arterie von aussen. Während des Verlaufes gibt die Art. collateralis colli manchmal kleine Ästchen nach lateral. In der Höhe der Spitze des Cornu branchiale I des Zungenbeins biegt die Art. collateralis colli nach vorn um und verläuft dem ventralen Umfang des genannten Zungenbeinhorns entlang, mit dem N. hypoglossus, dem N. glossopharyngeus und dem R. laryngeus N. vagi zusammen, schnauzenwärts. An der Umbiegungsstelle steht sie mit der Art. maxillaris interna durch eine Anastomose in Verbindung.

An der Umbiegungsstelle wird die Art. collateralis colli zur Art. lingualis (Textfig. 3).

Die Art. lingualis verläuft an dem ventralen Umfang des Cornu branchiale I, lateral von dem R. laryngeus N. vagi, medial von dem Glossopharyngeus und dorsal von dem N. hypoglossus, nach vorn (Textfig. 4). Bald gibt die Art. lingualis nach medial die Art. laryngea ab, welche zwischen dem Cornu branchiale I und dem Cornu branchiale II des Zungenbeins mit dem R. laryngeus hindurchtritt und dann auf die dorsale Fläche des Zungenbeinkörpers gelangt, wobei die letztere Arterie einen Ast für die Unterfläche des Zungenbeins entsendet. Die Art. laryngea endet in der Seitenwand des Kehlkopfes, dort findet man eine Anastomose zwischen derselben und der Art. lingualis. Die Hauptfortsetzung der Art. lingualis zieht durch den engen Zwischenraum zwischen dem Unterkiefer und dem lateralen Rand des Zungenbeins und begibt sich in die Zunge. In dieser engen Passage gibt die Art. lingualis einen Ast ab, welcher der medialen Fläche des Unterkiefers entlang nach ventral verläuft.

In weiteren Entwickelungsstadien findet man, wie schon gesagt, die Art. mylohyoidea, welche aus der Art. mandibularis entspringt, und zwischen ihr und dem oben erwähnten Ast aus der Art. lingualis eine Anastomose.

Vergleichende Betrachtungen über die Kopfarterien der Eidechsen, Schildkröten und Krokodile.

Seit H. Rathke die schon früher bekannt gewesenen Tatsachen von den Arterienbogen und den daraus entstammenden Arterien der Wirbeltiere mit seinen selbständigen reichen Erfahrungen zusammenfasste und daraufhin ein allgemeines

Schema aufstellte, sind diese Arterien von vielen Seiten behandelt, und gleichzeitig ist das Schema Rathkes in manchen Punkten verbessert worden.

Wenn wir das Kapitel der Entwickelung des Gefässsystems in Hertwigs Handbuch, welches Hochstetter geschrieben hat, durchsehen, finden wir darin die Rathke nachgebildeten Übersichtsbilder der Arterienbogen der verschiedenen Wirbeltierarten und darin die schon allbekannte Tatsache ausgedrückt, dass die Grundlage der Carotis externa und der Carotis interna je die ventrale und die dorsale Verbindungsstrecke der drei ersten Arterienbogen ist. Trotzdem möchte ich auch zunächst die aus dem Carotisbogen (dritten) entspringenden Arterien behandeln, um damit eine Grundlage für meine anschliessenden Auseinandersetzungen zu gewinnen. Freilich kann ich der Lehre von den Arterienbogen nichts wesentlich Neues hinzufügen, doch will ich versuchen, die Arterien aus dem Carotisbogen bei den Reptilien, welche je nach den Arten sehr verschieden sind, in ein einheitliches Schema zu bringen und damit eine weitere vergleichende Behandlung der Kopfarterien bei den genannten Formen zu erleichtern.

Das Verhalten der dorsalen Verbindung zwischen dem Carotis- und dem Aortenbogen ist, wie Rathke und andere schon betont haben, je nach den Tieren ganz verschieden. Bei den Eidechsen bleibt diese Verbindung von dem fetalen Leben an lebenslang offen, während bei den erwachsenen Tieren der zwei anderen Formen, der Schildkröten und der Krokodile, dieselbe ganz fehlt.

In bezug auf die arteriellen Gefässe aus dem Carotisbogen hat Rathke zu seiner Zeit schon verschiedene Typen, je nach der Anordnungsweise der Arterien bei den Ringelechsen, Schuppenechsen und Panzerechsen aufgestellt. Ich habe bei den Eidechsen, Rathke folgend, den Typus der Arterien aus dem Carotisbogen bestimmt, und dabei die Rathkeschen

Angaben im wesentlichen bestätigt gefunden. Es entspringen nämlich vier Arterien, ein Thyreoidast (Thymusast nach Rathke), ein Kehlzungenast, ein Kopfast und ein Muskelast, von ventral nach dorsal hintereinander aus der konvexen Seite des Carotisbogens.

Der Thyreoidast, der, wie schon oben erwähnt, von Rathke irrtümlicherweise als Thymusast aufgefasst wurde, ist nicht konstant; wenn er fehlt, wird er von einem Ast des Kehlzungenastes ersetzt. Nach Rathke fehlt dieser Thyreoidast, welcher selbständig aus dem Carotisbogen entspringt, bei Chamaeleon, Varaniden, Ringelechsen und Panzerechsen. Bei den Schildkröten und Krokodilen konnte ich ihn als selbständigen Ast nicht finden.

Den Kehlzungenast Rathkes habe ich bei der Eidechse im Anschluss an Mackay Art. carotis ventralis, den Kopfast Rathkes Art. carotis dorsalis genannt. Die entwickelungsgeschichtliche Bedeutung der beiden Äste hat Rathke in seinem Schema schon richtig ausgedrückt. Danach ist der Kehlzungenast das ventrale Verbindungsstück der Arterienbogen rostral von dem dritten Arterienbogen und die Fortsetzung desselben, und der Kopfast das dorsale Verbindungsstück der gleichen Arterienbogen und die Fortsetzung desselben. Diese Erklärung ist als ganz richtig anerkannt (Hochstetter). Demnach habe ich auch die Rathkeschen Benennungen der erwähnten beiden Arterien, nach Mackay, geändert.

Der Kopfast und der Kehlzungenast der Lacertilier sind die Art. subvertebralis und die Art. collateralis colli bei den Krokodilen. Diese Homologie der Art. subvertebralis und der Art. collateralis colli bei den Krokodilen mit den genannten Arterien der Eidechsen folgt aus der Herkunft der verglichenen Arterien. Rathke hat einmal die Art. collateralis colli bei den Krokodilen mit der Art. carotis dorsalis bei

den Eidechsen homologisiert, dies aber später als unrichtig erkannt und nachher ganz richtig die Art. subvertebralis der Krokodile mit der Art. carotis dorsalis der Eidechsen, und die Art. collateralis colli der Krokodile mit der Art. carotis ventralis der Eidechsen homologisiert. Diese Homologie ist von Hochstetter in seiner genauen Untersuchung über die Arterien der Krokodile anerkannt worden. Durch meine Untersuchung konnte ich feststellen, dass die Art. subvertebralis aus der Verschmelzung der beiderseitigen Artt. carotides dorsales entsteht, und die Art. collateralis colli die ursprüngliche Art. carotis ventralis ist. Aber hier bei den Krokodilen darf man eine Anastomose zwischen der Art. carotis dorsalis (Endstamm der Art. subvertebralis) und der Art. collateralis colli nicht übersehen. Bei den Eidechsen hat man eine solche Anastomose niemals gefunden. Durch das verschiedene Verhalten dieser Anastomose kann sich das Bild der Arterien im ausgebildeten Zustand verschieden gestalten. In einem von mir beobachteten Falle sieht diese Anastomose wie eine spätere Verbindung zwischen der Art. maxillaris interna und der Art. collateralis colli aus. Dagegen beschreibt Rathke einen Fall, wo die Art. collateralis colli in die Art. inframaxillaris (Art. lingualis), welche selbständig aus der Art. carotis dorsalis oder aus der Art. maxillaris interna entspringt, hineinfliesst. Über diese Anastomose haben Rathke sowie Hochstetter eingehend gehandelt; sie wird durch die nachfolgenden Ausführungen über die Herkunft der Art. maxillaris interna und der Art. inframaxillaris Rathkes noch verständlicher werden.

Nach Hochstetter wäre bei den Krokodilen die Art. collateralis colli die eigentliche Arterie für den Ober- und den Unterkiefer, aber nach der Entstehung einer Anastomose zwischen derselben und der Art. carotis dorsalis würden der Ober- und der Unterkiefer hauptsächlich von der Art. carotis dorsalis Blut be-

kommen. Diese Anastomose würde zum Stamm der Art. maxillaris interna, der somit neugebildet wäre. Diese Auffassung wird durch meine Untersuchung bestätigt. In dem jüngsten untersuchten Stadium finde ich, dass die Art. carotis ventralis (Art. collateralis colli) sich sowohl in die Art. inframaxillaris Rathkes (Art. lingualis) fortsetzt wie in ein anderes Gefäss, von dem die Arterien für den Ober- und den Unterkiefer ausgehen. Die Art. carotis dorsalis beteiligt sich also hier nicht an der Versorgung des Ober- und des Unterkiefers. In dem späteren Stadium entspringt das Gefäss, das die Arterien für den Ober- und den Unterkiefer abgibt (Art. maxillaris interna) aus der Art. carotis dorsalis, und zwischen ihm und der Art. inframaxillaris, die jetzt allein als direkte Fortsetzung der Collateralis colli erscheint, besteht nur eine dünne Anastomose. Das muss wohl so gedeutet werden, dass der Ursprungsteil der Maxillaris interna aus der Carotis dorsalis neu entstanden ist. Leider fehlte mir ein solches Präparat, bei welchem man eine dünne Wurzel der Art. maxillaris interna und eine dicke Fortsetzung der Art. collateralis colli in die Art. maxillaris interna gut konstatieren könnte, aber obgleich dieser Übergang unglücklicherweise uns hier fehlt, so kann doch die hier vertretene von Hochstetter aufgestellte Auffassung als richtig gelten, zumal sie auch durch Befunde bei anderen Formen eine Stütze erhält. So meine ich also, dass die Wurzel der Art. maxillaris interna des definitiven Zustandes ursprünglich eine Anastomose zwischen der Art. collateralis colli und der Art. carotis dorsalis gewesen ist. Davenport hat den Verdacht geäussert, dass diese erwähnte Anastomose bei dem Alligator der ursprünglich zweite Arterienbogen wäre, doch scheint dieser Verdacht unbegründet, weil, wie später erörtert werden soll, ein anderes Gefäss mit Sicherheit den ursprünglichen zweiten Arterienbogen darstellt.

Bei den Schildkröten ist das Verhalten der Arterien für

den Kopf und den Kehlkopf- und Zungenapparat etwas anders als bei anderen Reptilien. Ich habe bei den Schildkröten (Testudo graeca) die sehr lange Art. carotis communis (Art. carotis Bojanus), die Art. carotis dorsalis (Art. carotis Bojanus) und die Art. carotis ventralis (Art. lingualis Bojanus) erwähnt, aber unter Änderung der Bezeichnungen von Bojanus, wie ich sie für richtig halte. Es sind nun verschiedene Punkte zu behandeln. Zunächst die auffallende Länge der sogenannten Art. carotis communis. Diese Verlängerung hat man meistens durch die Verlängerung des Halses und die Rückwärtswanderung des Herzens erklärt. Wäre das richtig, so hätten sich aber wohl der Carotisbogen und der Aortenbogen voneinander entfernen müssen, der erstere nach cranial, und der letztere nach caudal. Das ist aber bei den Schildkröten nicht der Fall. Somit haben wir uns nach einer anderen Deutung umzusehen. Der Gefässabschnitt, der den Namen Art. carotis communis führt, hat bei den verschiedenen Formen der Reptilien nicht immer die gleiche Bedeutung. Bei den Eidechsen ist die Art. carotis communis ihrer Herkunft nach eine ventrale Strecke des dritten Arterienbogens, von dem Ursprung desselben Bogens aus dem Truncus arteriosus bis zur Ursprungsstelle der Carotis ventralis. Bei den Krokodilen hat die entsprechende Strecke den Namen „Art. anonyma", und als „Art. carotis communis" bleibt somit nur die kurze Fortsetzung der Anonyma übrig, die an der Abgangsstelle der Art. subclavia beginnt und mit der Teilung des Gefässes in die Art. collateralis colli und die Wurzel der Art. subvertebralis endet. (Was Rathke als Art. carotis communis bezeichnet, ist etwas ganz anderes: nämlich, wie Hochstetter ganz richtig angibt, eine distale Strecke der Art. carotis dorsalis.) Wieder anders liegen die Dinge bei den Schildkröten. Hier entspringt aus dem Truncus arteriosus die Art. anonyma, d. i. der Abschnitt der ventralen

Aorta, der vom Abgang des Aortenbogens bis zum Ursprung der Art. subclavia reicht. Jenseits des Ursprunges der Subclavia setzt sich die Anonyma in die sehr lange Carotis communis fort. Betrachtet man genauer den Anfangsteil dieser Carotis communis, so sieht man, dass derselbe zunächst in ganz kurzer Entfernung vor dem Aortenbogen und parallel mit demselben lateralwärts verläuft, um dann erst nach vorn umzubiegen. Dieser Anfangsabschnitt muss der ursprünglich dritte Arterienbogen sein, und es sind somit durch die Verlängerung des Halses und die Caudalverschiebung des Herzens der Carotisbogen und der Aortenbogen nicht voneinander entfernt worden. (Dagegen ist bei Varaniden und Ophidiern ein solches Auseinanderweichen tatsächlich erfolgt.) Ist diese Auffassung richtig, so würde bei den Schildkröten im ausgebildeten Zustand eine Carotis ventralis oder doch der Anfangsteil einer solchen an typischer Stelle (am Anfang des dritten Arterienbogens) fehlen, und das Gefäss, das hier als Carotis ventralis bezeichnet wird und viel weiter vorn nahe dem Cornu branchiale I des Zungenbeins entspringt (der Kehlzungenast), wäre wenigstens in seinem Anfangsteil eine andere Bildung.

Die Vermutung liegt nahe, dass bei den Schildkröten ein Verbindungsgefäss zwischen dem dritten Arterienbogen und dem Kehlzungenast (der hier als Art. carotis ventralis bezeichneten Arterie), das den eigentlichen Anfangsabschnitt der Art. carotis ventralis repräsentiert, zugrunde gegangen ist. Diese Frage mit Sicherheit zu beantworten, habe ich genügende Untersuchungsobjekte nicht gehabt, doch glaube ich nach den verschiedenen Angaben der Autoren und auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen über die Carotiden von anderen Tieren jene Vermutung genügend gestützt. Fritsch hat die der Art. carotis ventralis entsprechende Arterie als die Art. collateralis colli, welche aus der Art. subclavia entspringt und sich bis zum Zungenbein verfolgen lässt, tatsächlich beschrieben;

leider gibt er nicht an, auf welche Formen sich seine Angaben beziehen. Hochstetter hat beschrieben, dass der Entwickelungsmodus der Carotiden bei den Chelonen und den Krokodilen sehr ähnlich ist. Mackay hat bei den Chelonen-Embryonen die schwach entwickelte Art. carotis ventralis aus dem Carotisbogen konstatiert. Twinning hat bei Hühnerembryonen wahrgenommen, dass die Art. carotis dorsalis sowie die Art. carotis ventralis bei den $4^1/_2$—$5^1/_2$ Tage lang bebrüteten Hühnerembryonen ganz schön sich entwickelten, bei $6^1/_2$ Tage lang bebrüteten eine Anastomose zwischen beiden Arterien in der Nähe des Zungenbeinbogens erschien, bei den $7^1/_2$ Tage lang bebrüteten die Art. carotis ventralis zwischen der erwähnten Anastomose und dem Carotisbogen unterbrochen wurde und dann weiter verödete. Auf Grund dieser Tatsachen ist die Ansicht sehr nahe liegend, dass auch bei den Schildkröten das Proximalstück der Art. carotis ventralis nach der Entstehung einer Anastomose zwischen dem weiter vorn gelegenen Abschnitt derselben und der Art. carotis dorsalis zugrunde ging, und dass die Anastomose die Wurzel für dieses distale Ende der eigentlichen Carotis ventralis wurde, so dass in der definitiven Form ein Bild zustande kam, dadurch ausgezeichnet, dass der Stamm des Kehlzungenastes, den man als den Repräsentanten der Carotis ventralis annehmen müsste, sehr weit cranial liegt und damit die falsche Vorstellung erweckt, dass der Carotisbogen sehr weit cranial von dem Aortenbogen sich entfernt hätte (vgl. Fig. 8, Schema C). Nach dieser, wie mir scheint, wohl begründeten Auffassung wäre also die sehr lange Art. carotis communis der Schildkröten zum Teil einer proximalen Strecke der Art. carotis dorsalis und dem Carotisbogen der Eidechsen homolog, und die Art. lingualis Bojanus (die von mir als Art. carotis ventralis bezeichnete Arterie) wäre der Repräsentant des distalen Abschnittes der Art. carotis ventralis. Die Figuren 8 A, B u. C mögen diese Anschauung klarer machen.

Des weiteren erfordert nun der sog. Muskelast (Taf. 9, Fig. 2) bei den Eidechsen (Rathke) eine Deutung. Dieser Ast ist den Eidechsen eigentümlich. Van Bemmelen hat

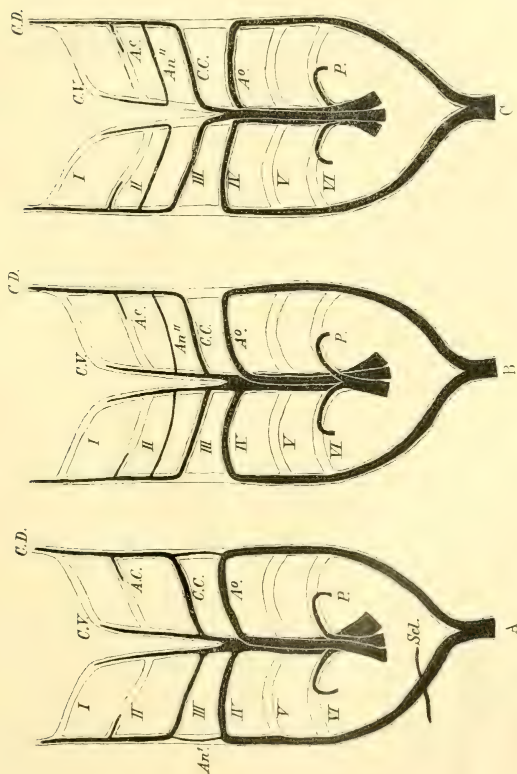


Fig. 8.

Schemat. Darstellung d. Arterienbogen von Eidechsen (A), Krokodilen (B) u. Schildkröten (C). Ac Art. columellaris, An' dorsale Verbindung zwischen Aorten- und Carotisbogen, An'' neu entstandene Anastomose zwischen C.D. und C.V., Ao. Aortenbogen, C.C. Carotis communis, C.D. Carotis dorsalis, C.V. Carotis ventralis, P. Pulmonalis, Scl. Subclavia.

sich über ihn dahin geäussert, dass er der Art. collateralis colli bei den Krokodilen entspricht. Da aber doch wohl die Art. collateralis colli bei den Krokodilen als Homologon der

Art. carotis ventralis bei den Eidechsen aufzufassen ist, ist es unmöglich, die Ansicht von van Bemmelen anzunehmen.

Obgleich es etwas dogmatisch erscheinen dürfte, möchte ich diesen Muskelast als einen primitiven Zustand der Art. subclavia secundaria s. ventralis erklären. Hochstetter hat die Ansicht Mackays (dessen Arbeit mir leider unzugänglich war) in seiner Arbeit, „Über den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel" so dargestellt: „Auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen kommt Mackay endlich auch zu dem Schlusse, dass die Art. subclavia der Krokodile, Chelonien und Cetaceen mit dem gleichnamigen Gefässe der Vögel übereinstimme, dass man somit in dem Wirbeltierreiche nicht eine, sondern zwei verschiedene Arterien vorfinde, die der vorderen Gliedmasse ihr Blut zuführen, von denen die eine ventralen, die andere dorsalen Ursprung besitze. Ja, bei einer Form, nämlich bei Chamaeleo vulgaris, findet er beide Arterien vorhanden, von denen jedoch die dorsale für beide Seiten aus der rechten Aortenwurzel entspringende, als die stärkere die Extremität versorgt, während die ventrale aus dem ventralen Abschnitte des dritten Aortenbogens hervorgehende, die jedoch mit der dorsalen an der Gliedmassenwurzel durch Anastomose in Verbindung stehe, nur an die Muskeln des Schultergürtels sich verteile. Die Anastomose zwischen beiden Arterien lasse es erklärlich, dass, wenn das dorsale Gefäss fehle, die Extremitäten von dem ventralen mit Blut versorgt werde." Im definitiven Zustand haben die Eidechsen die Art. subclavia primaria s. dorsalis wie die Amphibien, dagegen sind die ventralen bei ihnen bisher von niemand gesehen worden. Dagegen hätten Schildkröten und Krokodile vorher die segmental entstandene Art. subclavia primaria, aber diese Arterie bleibe nicht in dem definitiven Zustand erhalten, sondern bildete sich zurück, in dem Masse, als die Art. subclavia secundaria aus dem

Carotisbogen entsteht, wie Hochstetter in seiner obengenannten Arbeit gesagt. „Wir haben es also in der Art. subclavia der Vögel und jedenfalls auch in dem gleichen Gefässe der Krokodile, Chelonier und Cetaceen mit einem sekundären Gefäss zu tun, welches ursprünglich wie bei Chamaeleo nur die Schultermuskeln zu versorgen hatte, dann aber mit der primitiven Art. subclavia in ausgiebigere Verbindung trat und ihr Ramifikationsgebiet an sich riss, was endlich zur Obliteration der primitiven, aus der Rückenaorta entstandenen Subclavia führen musste.“ Unter dieser Voraussetzung möchte ich nunmehr über den Muskelast der Eidechsen meine Ansicht dahin äussern, dass derselbe als solcher zwar für die Lacertilier spezifisch ist, aber dasselbe Gefäss darstellt, das bei Schildkröten und Krokodilen zur Art. subclavia secundaria wird. Demnach ist er auch dem Schulter-Muskelast von Chamäleon zu vergleichen, dem er tatsächlich auch sehr ähnlich ist. Dagegen muss ich die Meinung, die B. Haller in seinem vergleichend-anatomischen Lehrbuch äussert, als unrichtig erklären. Der Genannte beschreibt bei den Lacertiliern eine dem Muskelast Rathkes entsprechende Arterie, welche aus dem Carotisbogen entspringt, als Art. subclavia und gibt davon eine auf Lacerta agilis bezügliche Textfigur. Das ist aber sicherlich ein Irrtum: die wirkliche Art. subclavia der Lacertilier ist vielmehr in dem Gefäss zu sehen, das Haller als Gf. bezeichnet. Bei den Eidechsen verschwindet nicht die Art. subclavia primaria (wie bei Schildkröten und Krokodilen), infolgedessen ist es auch nicht nötig, dass aus dem Carotisbogen die Art. subclavia secundaria sich entwickelt, und die Vorstufe für diese Art. subclavia secundaria wird demzufolge zu dem Muskelast, der Hals und Schultern mit Blut zu versorgen hat. Zwischen diesem Muskelast und der Art. subclavia primaria konnte ich nie eine Anastomose finden, wenn auch in dem Subclavialgebiet der R. transversus des Muskelastes

und die Art. subclavia primaria in enge Beziehungen zueinander geraten. Wäre eine solche Anastomose vorhanden, so wäre das Verhalten bei den Eidechsen ganz gleich dem bei Chamäleon. Es befindet sich somit der Muskelast, als Vorstufe für die Art. subclavia secundaria betrachtet, bei den Eidechsen gewissermassen noch in primitiverem Zustand als bei Chamäleon.

Ferner mögen einige kurze Bemerkungen über die sog. Art. carotis primaria Rathkes folgen. Unter der Art. carotis primaria verstand Rathke die gemeinsame Wurzel der beiden Carotisbogen aus dem Truncus arteriosus. Fritsch hat dagegen alle unpaaren Stammarterien für den Kopf und die Kehlzunge, die er bei erwachsenen Formen vorfand, mit dem Namen Art. carotis primaria bezeichnet (z. B. die Art. subvertebralis bei den Krokodilen, die zurückgebliebene Art. carotis dorsalis bei den Schlangen). Deshalb ist es nötig, den Begriff Art. carotis primaria ganz scharf festzulegen. Der unpaare Arterienstamm für den Kopf und die Kehlzunge, z. B. bei den Krokodilen, Varaniden und Schlangen hat je nach den verschiedenen Formen andere Bedeutung. Die Art. subvertebralis der Krokodile ist durch die Verschmelzung der beiderseitigen Artt. carotides dorsales zu einer entstanden. Bei den Nattern ist dieser unpaare Arterienstamm die echte Art. carotis primaria plus der linken Art. carotis dorsalis, da die rechte Arteria carotis dorsalis zurückgebildet ist. Dagegen finden wir bei Varaniden eine lange echte Art. carotis primaria. Bei Eidechsen, Krokodilen und Schildkröten ist die Art. carotis primaria sehr kurz. Ihre beträchtliche Länge bei Varaniden und Nattern hängt wohl zusammen damit, dass sich hier, im Anschluss an die Caudalverschiebung des Herzens, der dritte und der vierte Arterienbogen voneinander entfernt haben.

Nun habe ich den Kehlzungenast, den Kopfast und andere Zweige bei verschiedenen Reptilienarten je miteinander ver-

gleichend-anatomisch behandelt und homologisiert, und es würden nunmehr die Endverzweigungen dieser Arterien je miteinander zu vergleichen sein.

Die Art. carotis dorsalis — ich habe bei Eidechsen, Schildkröten und Krokodilen dieselbe gleiche Benennung gebraucht — teilt sich bei jeder der genannten Formen in zwei Äste, bei Eidechsen in eine Art. carotis cerebralis und eine Art. carotis facialis, bei Schildkröten in eine Art. carotis cerebralis und eine Art. temporomaxillaris und bei den Krokodilen in eine Art. carotis cerebralis und eine Art. temporoorbitalis. Die Art. carotis cerebralis ist überall, wie ihr Name ausdrückt, die Hirnarterie. Über die Homologie dieser Arterie ist nichts weiter zu sagen, nur auf einen Ast von ihr ist ganz kurz aufmerksam zu machen. Bei den Eidechsen finden wir eine Art. palatino-nasalis (Textfig. 1), welche die Art. carotis cerebralis kurz vor ihrem Eintritt in die Schädelhöhle abgegeben hat. Wir finden eine ihr entsprechende Arterie auch bei den Schildkröten (Textfig. 2), aber nicht bei den Krokodilen. Hochstetter hat diese Art. palatino-nasalis als eine den Eidechsen eigentümliche Arterie angesprochen, was, da sie sich auch als Art. palatina bei Schildkröten findet, nicht zutreffend ist. Allerdings ist diese Art. palatina der Schildkröten nicht so stark entwickelt wie die der Eidechsen. Tandler hat bei den Reptilien eine Arterie, die in der Begleitung des N. vidianus sich findet — vielleicht entspricht diese Arterie Tandlers unserer Art. palatino-nasalis — mit Wahrscheinlichkeit als Rest des ersten Arterienbogens angesprochen. Über diese Ansicht kann ich leider wegen der mangelhaften Untersuchungsobjekte kein Urteil abgeben.

Die Art. carotis facialis der Eidechsen (Taf. 9, Fig. 2), die Art. temporoorbitalis (mit der primären Wurzel, s. o. Textfigg. 6 u. 7) der Krokodile und die Art. temporomaxillaris der Schildkröten (Taf. 9, Fig. 4) sind einander homolog. Dafür

spricht die Übereinstimmung in den topographischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Wenn wir die Topographie einer jeden, wie ich sie vorher beschrieben habe, miteinander vergleichen (Textfigg. 6 u. 7, 9 a u. b, 10), können wir sehr leicht eine überraschende Übereinstimmung wahrnehmen. Jede Arterie ist ein Zweig der Art. carotis dorsalis. Eine

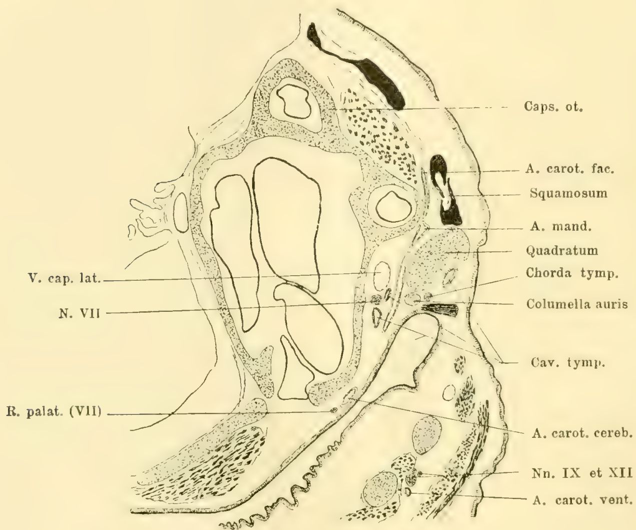


Fig. 9 a.

jede zieht dann hinter der Tuba auditiva nach dorsomedial, läuft zwischen der medialen Wand der Paukenhöhle und der lateralen Wand des Otooccipitale (Capsula otica) nach dorsal, hinter dem medialen Stück der Columella auris vorbei, verlässt die Paukenhöhle an ihrem dorsalen Umfang und begibt sich dann in die Schläfengrube und weiter in die Orbita sowie zu dem Kieferapparat. Die Beziehung zwischen den drei in

Rede stehenden Arterien und der Columella auris — worüber ich im nächsten Kapitel handeln werde — findet man allerdings mehr oder weniger je nach den Fällen abweichend, aber diese Abweichungen beeinträchtigen die Homologisierung

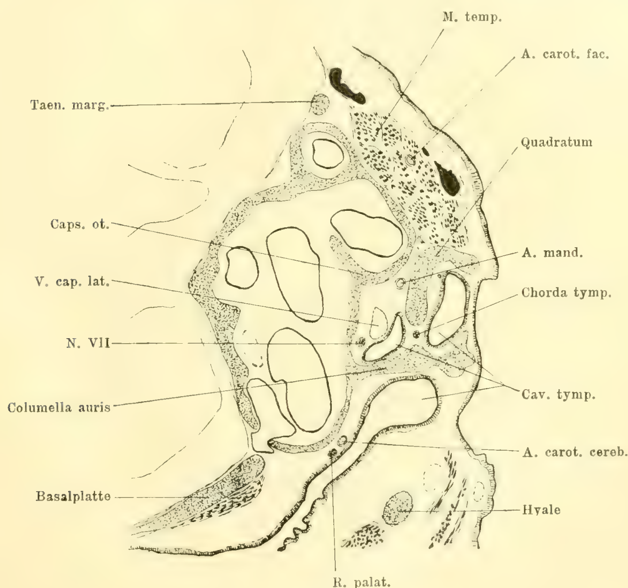


Fig. 9b.

Fig. 9a u. 9b. Querschnitte durch die Mitte der Capsula otica von Lacerta agilis. (G. L. 47 mm. K. L. 7 mm.) a) Hinterer Umfang der Columella auris, b) längs der Mitte der Columella auris. Vergr. Zeiss a_2—5 (auf $^3/_4$ verkl.).

gar nicht, weil sie alle sich leicht auf eine und dieselbe Grundform zurückführen lassen (Versluys). Entwickelungsgeschichtlich sind die Art. temporoorbitalis mit der primären Wurzel der Krokodile und die Art. carotis facialis der Eidechsen aus dem dorsalen Stück des zweiten Arterienbogens über-

einstimmend entwickelt (Hochstetter). Ich konnte auch feststellen, dass die Art. temporoorbitalis mit primärer Wurzel das ursprüngliche dorsale Stück des zweiten Arterienbogens ist (Textfig. 11a u. b). Daraufhin kann man ruhig die Art. carotis facialis der Eidechsen und die Art. temporoorbitalis der Kroko-

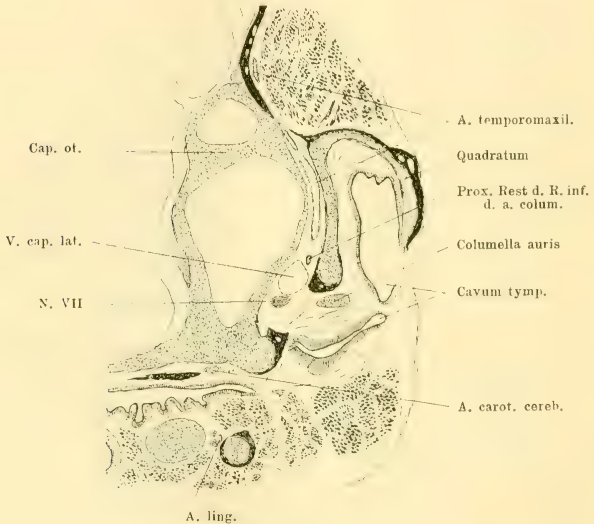


Fig. 10.

Querschnitt durch die Ohrkapsel von Emys europeus (Nr. 3), entsprechend dem kaudalen Umfang der Columella auris. Vergr. Zeiss a_2—3 (auf $^3/_4$ verkl.).

dile miteinander homologisieren. Bei den Schildkröten fehlt mir ein Entwickelungsnachweis, aber trotzdem spricht die gut übereinstimmende Topographie auch für eine Homologie der Art. temporomaxillaris der Schildkröten mit der Art. carotis facialis der Eidechsen und der Art. temporoorbitalis der Krokodile. Von der genannten Arterie der Schildkröten wäre danach



Fig. 11 a.

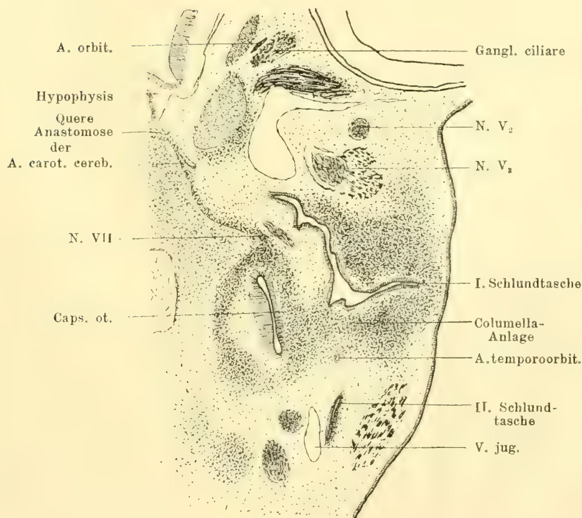


Fig. 11 b.

Schnitte durch den Hyomandilarbogen von Crocodilus biporcatus (Serie XI). a) Teilungsstelle der Art. temporoorbitalis (II. Arterienbogen) aus der Carotis dorsalis. Vergr. Zeiss A—1. b) Columellaanlage mit der Art. temporoorbitalis. Vergr. Zeiss a_2—5 (auf $^3/_4$ verkl.).

zu erwarten, dass auch sie aus dem dorsalen Stück des zweiten Arterienbogens sich entwickelt.

Die Arterien der Orbita sind bei allen untersuchten Reptilien eine Art. supraorbitalis und eine Art. infraorbitalis, aus den eben miteinander homologisierten Arterien entspringend. Ausser diesen hat jede Form noch je eine besondere Arterie für die Orbita, die Eidechsen: die Art. ophthalmica, die in Begleitung des N. opticus verläuft, die Schildkröten: die Art. orbitalis (mit dem N. oculomotorius verlaufend) und die Krokodile: die Art. orbitalis (ebenfalls mit dem N. oculomotorius verlaufend). Die Art. orbitalis sowohl bei den Schildkröten als auch bei den Krokodilen ist eine grosse besondere Stammarterie aus der Art. carotis cerebralis, aber die Art. ophthalmica bei den Eidechsen ist nur eine kleine Arterie, welche als ein Endzweig der Art. cerebralis anterior zu betrachten ist. Nach der Angabe von Bojanus hat die Schildkröte („Testudo europaea" d. h. Emys lutaria) ausser der Art. orbitalis noch eine Art. ophthalmica (nach ihm „Art. optica"), die mit dem N. opticus verläuft, diese konnte ich selbst aber leider nicht finden. Hochstetter gab an, dass die Eidechsen in einer Zeit des Fetallebens eine der Art. orbitalis der Krokodile entsprechende Arterie in der Nachbarschaft der Hypophysis hätten, dass aber nach der Ausbildung einer Anastomose zwischen derselben und der Art. carotis facialis ihre Wurzel allmählich verschwinde. In einigen Präparaten von Eidechsenembryonen konnte ich sicher in der Nähe der Hypophysis eine oder zwei ganz kleine Arterien konstatieren, welche, der Angabe Hochstetters entsprechend, als ein Rest der früheren Art. orbitalis betrachtet werden dürften (Textfig. 1). Die Krokodile haben noch eine besondere Arterie, die Art. orbitalis anterior aus der Art. ethmoidalis, für den vorderen Umfang der Orbita (Textfig. 5). Die Eidechsen sowie die Schildkröten haben keine der eben erwähnten entsprechende. Die besondere

Entwickelung der Art. orbitalis anterior bei den Krokodilen könnte man vielleicht mit der schwachen Ausbildung der Art. temporoorbitalis verständlich erklären.

Die Arterien der Nasenhöhle sind ganz verschieden je nach den Tieren. Bei den Eidechsen besteht in frühen Embryonalstadien eine Nasenarterie aus der Art. cerebralis anterior, aber später kommt eine Verbindung zwischen ihr und der Art. supraorbitalis zustande, und damit verschwindet das proximale Stück derselben (Hochstetter). So ist im definitiven Zustand die Nasenarterie der Eidechsen die Endverzweigung der Art. supraorbitalis; und ausserdem fliesst in die Art. nasalis inferior das Blut von der Art. palatino-nasalis hinein, um die Blutversorgung der Nasenhöhle zu vervollständigen. Bei den Schildkröten wird die Nasenhöhle hauptsächlich von den Endästen der Art. infraorbitalis mit Blut versorgt, und ausserdem beteiligt sich daran noch ein kleiner Ast der Art. supraorbitalis. Die Krokodile haben nur die Art. ethmoidalis aus der Art. cerebralis posterior als Nasenarterie. Diese verschiedenen Zustände könnten vielleicht als verschiedene fixierte Entwickelungsstufen erklärt werden.

Die Arterien des Oberkiefers sowie des Gaumens sind wieder je nach den Tieren verschieden. Die Art. alveolaris superior und die Art. palatina lateralis der Eidechsen sind die Endäste der Art. infraorbitalis. Daneben beteiligt sich die Art. palatino-nasalis aus der Art. carotis cerebralis an der Ernährung des Gaumens. Bei den Schildkröten werden der Oberkiefer und der Gaumen hauptsächlich von den Endästen der Art. infraorbitalis versorgt, die Art. palatina aus der Art. carotis cerebralis bei denselben ist ganz klein. Die Krokodile haben die Art. alveolaris superior und die Art. palatina als die Verzweigungen der Art. maxillaris interna, mit der die Art. infraorbitalis sich verbindet. Dieser Zustand der Krokodile sieht etwas anders aus als bei den anderen, aber man

kann ihn so ausdrücken, dass bei den Krokodilen der Oberkiefer sowie der Gaumen sowohl von der Art. infraorbitalis als auch von der Art. maxillaris interna ernährt wird. (S. oben das Kapitel über die Art. palatinomaxillaris und die Art. der Orbita bei den Krokodilen.) Dann erscheint die Sache so vereinfacht, dass die Art. infraorbitalis, die bei allen Formen aus dem homologen Gefäss der Schläfengrube entspringt, bei allen auch in gleicher Weise ein Ernährungsgefäss des Oberkiefers sowie des Gaumens ist.

Die Arterie des Unterkiefers ist bei den Eidechsen die Art. mandibularis, welche immer distal von der Columella auris aus der Art. carotis facialis entspringt, d. h. nachdem dieses Gefäss die Columella auris überschritten hat. Bei den Schildkröten entspringt die gleichnamige und homologe Art. mandibularis ebenfalls stets aus der Art. temporomaxillaris (dem Homologon der Art. carotis facialis), distal von der Columella auris; nur der Abstand des Ursprunges von der Columella auris ist je nach Species verschieden. Bei den Krokodilen findet man keine Unterkieferarterie aus der Art. temporoorbitalis, vielmehr versorgt die Art. mandibularis (Art. dentalis inferior Rathkes) aus der Art. maxillaris interna den Unterkiefer mit Blut. So finden wir hier wieder bei den Krokodilen einen etwas anderen Zustand als bei den anderen Formen.

So lassen sich die Kopfarterien bei den Eidechsen, Schildkröten und Krokodilen gut miteinander vergleichen. Die Art. carotis ventralis und die Art. carotis dorsalis sind bei allen Formen gut zu erkennen, zeigen aber im ausgebildeten Zustand Verschiedenheiten des Verhaltens, die ihre Homologie verschleiert und verschiedenartige besondere Benennungen veranlasst haben. Von ihren Ästen verdient besonderes Interesse die dorsale Arterie aus der Art. carotis dorsalis, die bei den Eidechsen als Art. carotis facialis, bei den Schildkröten als

Art. temporomaxillaris und bei den Krokodilen als Art. temporoorbitalis bezeichnet wird. Ich möchte für sie den Namen „Art. columellaris“ vorschlagen, weil sie überall übereinstimmende Beziehungen zu der Columella auris besitzt, und will im nachfolgenden einfach diesen Namen Art. columellaris der Reptilien verwenden, wie das entsprechende Gefäss bei den Säugern als Art. stapedia (Tandler) bezeichnet wird. Somit ergibt sich bei aller Verschiedenheit der Endverzweigungen der Kopfarterien doch ein einheitliches Schema für die Anordnung der Hauptstämme. Man kann überall unterscheiden: eine Art. carotis ventralis und eine Art. carotis dorsalis, die sich wieder überall gleichartig in zwei Äste teilt: einen inneren, die Art. carotis cerebralis, und einen äusseren, die Art. columellaris. Auf die Besonderheit, die die Krokodile in ihrer Art. maxillaris interna zeigen, werde ich im nachfolgenden eingehen.

Vergleichende Betrachtungen über die Kopfarterien der Reptilien und Säuger.

Tandler hat sich in seiner Arbeit „Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei der Mammalia“ sehr bestrebt, den Grundtypus der Kopfarterien der Säuger zu bestimmen, und hat dazu der Art. carotis interna, Art. stapedia und dem Circulus arteriosus Willisii besondere Beachtung geschenkt; vor allem hat er zur Erklärung dieses Grundtypus die Art. stapedia in Betracht gezogen. Tandler sagt: „Im Laufe der Untersuchung nun stellte es sich heraus, dass bei den Mammalia ein gewisser Grundtypus der Gefässversorgung eruier-

bar sei und dass man imstande ist, mit Hilfe dieses Typus die einzelnen Varianten ungezwungen zu erklären. Ich habe daher die wichtigsten Formen der Gefässversorgung des Kopfes unter Zugrundelegung des besagten Typus an den betreffenden Stellen in Form von Schemata in den Text aufgenommen. Da nun hierbei die Art. stapedia eine besondere Rolle spielt, möge ihre Definition gleich hier aufgenommen werden. Unter Art. stapedia, oder stapedialem Gefäss ist die aus der Carotis interna stammende, beim Embryo die Stapesanlage durchbrechende, späterhin zwischen den Stapesschenkeln durchziehende Arterie zu verstehen, gleichgültig, ob diese im speziellen Falle vollständig erhalten, rudimentär geworden oder abschnittweise verschwunden ist. An dieser Art. stapedia sind zwei Äste zu unterscheiden: 1. Ein R. superior und 2. ein R. inferior.“ In seiner nächsten Arbeit „Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia“ hat Tandler sich der Ansicht Grossers angeschlossen, dass die Art. stapedia eine primäre Arterie für die Orbita, den Ober- und den Unterkiefer wäre und in der definitiven Form der Kopfarterien bei den Säugern ein sehr verschiedenes Schicksal erleidet. Berücksichtigt man die Entwickelung der Kopfarterien bei den verschiedenen Säugern, so kann man überall ein Stadium wahrnehmen, in welchem die Art. stapedia gut entwickelt ist, und drei grosse Hauptstämme, die Art. carotis ventralis, die Art. carotis cerebralis und die Art. stapedia vorhanden sind. Die Angaben Grossers über die Art. stapedia bei den Chiropteren, und die Tandlers über dieselbe bei den Mäusen und Menschen stimmen miteinander prinzipiell ganz überein. Die Art. stapedia, nachdem sie zwischen den beiden Schenkeln des Steigbügels hindurchgezogen ist, verzweigt sich in zwei Äste, wie vorher in der Definition gesagt, einen R. superior und einen R. inferior (Tandler und Grosser). Der R. inferior gibt einen R.

mandibularis ab. Die Art. stapedia erscheint als Ast der Art. carotis dorsalis, die, ebenso wie die Art. carotis ventralis, in diesem Stadium gut als solche erkennbar ist. Wenn alle Formen der Säuger dieses erwähnte Stadium durchlaufen, so ist man wohl berechtigt, darin einen allen Formen gemeinsamen Grundtypus der Anordnung der Kopfarterien bei den Säugern zu sehen. Für die Unterschiede, die

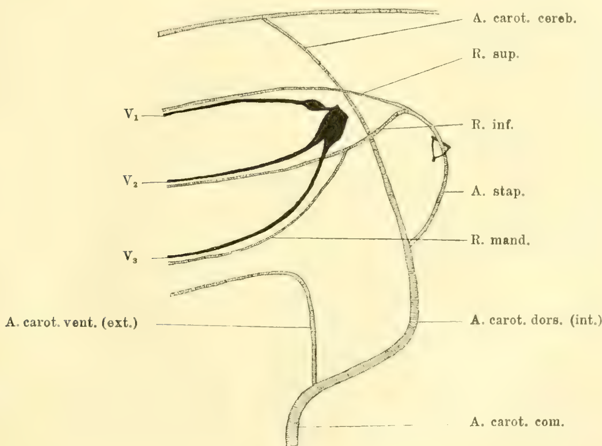


Fig. 12.
Schematisch dargestellter Grundplan der Kopfarterien bei den Säugern.

die verschiedenen Formen im definitiven Zustand zeigen, ist dann besonders der verschiedene Ausbildungsgrad der Art. stapedia von grösster Bedeutung. Der R. superior ist der Ursprung der Art. meningea media und der Art. supraorbitalis, und der R. inferior nach Tandler die Art. maxillaris interna primaria, welche die Grundlage für die Art. maxillaris interna secundaria abgibt. Von diesem Grundtypus (Textfig. 12) kann nun auch die vergleichende Betrachtung der Kopfarterien der

Säuger und der Reptilien ausgehen. Die Art. carotis ventralis der Reptilien entspricht der Art. carotis externa der Säuger, und die Art. carotis dorsalis der ersteren entspricht der Art. carotis interna der letzteren. Diese Homologie ist schon von Rathke genügend begründet worden.

Was die Vergleichung der Art. columellaris der Reptilien mit der Art. stapedia der Säuger anbelangt, so muss man zuerst ihre Topographie und alsdann ihre entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse in Berücksichtigung ziehen.

Tandler hat über die Art. stapedia bei den Mäusen folgendes angegeben: „Das stapediale Gefäss betritt die Bulla natürlich gesondert von der Carotis interna hinten und oberhalb dieser. Seine Eintrittsstelle liegt am Übergange der hinteren Bullawand in die mediale ziemlich hoch oben. Das Gefäss gelangt an den hinteren oberen Promontoriumabschnitt, biegt nach vorn um und kommt hierauf an die Fenestra ovalis. Diese quert es, indem es zwischen den beiden Schenkeln des Stapes hindurchtritt. Bis unmittelbar hinter dem Stapes liegt das Gefäss frei in der Paukenhöhle, von hier an in einem Knochenkanal, der am Übergange des Tegmen tympani in die mediale Paukenhöhlenwand gelegen ist . . . Die Arterie verlässt nun die Paukenhöhle im vorderen medialen Winkel derselben durch die Fissura Glaseri . . . .“ Grosser gibt für die Mikrochiropteren (Vespertilioniden) folgende Schilderung: „Nun tritt die Art. carotis interna zwischen Bulla und Os petrosum in die Paukenhöhle ein . . . . Auf dem Promontorium hat sie die mehr als doppelt so starke Art. stapedia abgegeben. Diese behält die dorsale Richtung der Carotis in der Paukenhöhle bei, geht ringsum frei, ohne durch eine Falte mit der Wand verbunden zu sein, durch den Stapes, durchsetzt das Paukenhöhlendach neben dem Facialis (an dessen ventraler, dann oraler Seite [Textfig. 18]), wird neben dem Ganglion geniculi

zunächst subdural und teilt sich in zwei Zweige." Die Art. stapedia liegt, wie eben gesagt, medial von der Paukenhöhle, lateral von der Ohrkapsel, und tritt zwischen den beiden Schenkeln des Stapes durch. Meine eigene Untersuchung über die Art. stapedia bei Erinaceus europaeus und Mäusen bestätigt

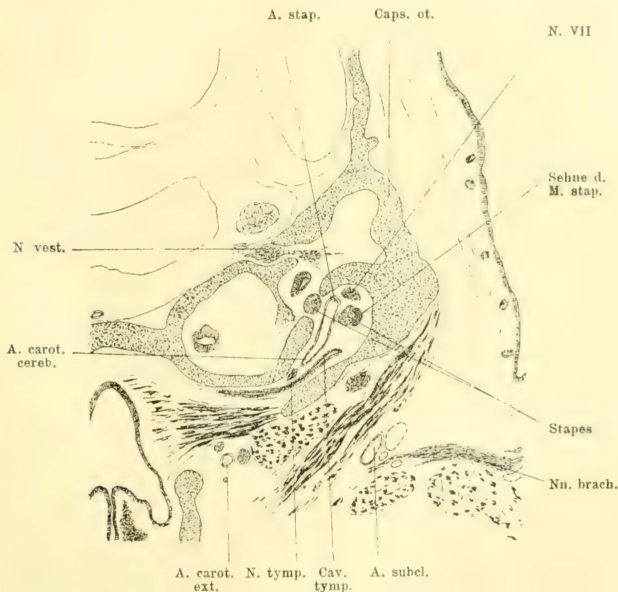


Fig. 13.

Querschnitt durch die Ohrkapsel von Erinaceus europaeus, entsprechend dem Stapes. Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkl.).

diese Angaben. Wie wir in den Figg. 13 u. 14 gut wahrnehmen können, verläuft die Art. stapedia bei Erinaceus europaeus sowie bei den Mäusen zwischen der lateralen Wand der Ohrkapsel und der medialen Wand der Paukenhöhle und zieht sich zwischen beiden Schenkeln des Steigbügels nach dorsal, dann kreuzt

die Arterie oberhalb des Steigbügels von unten sich mit dem N. facialis und kehrt sich dann nach vorn.

Wenn wir nun die Topographie der Art. carotis facialis bei den Eidechsen mit der der Art. stapedia bei den Säugern vergleichen, so finden wir eine prinzipielle Übereinstimmung

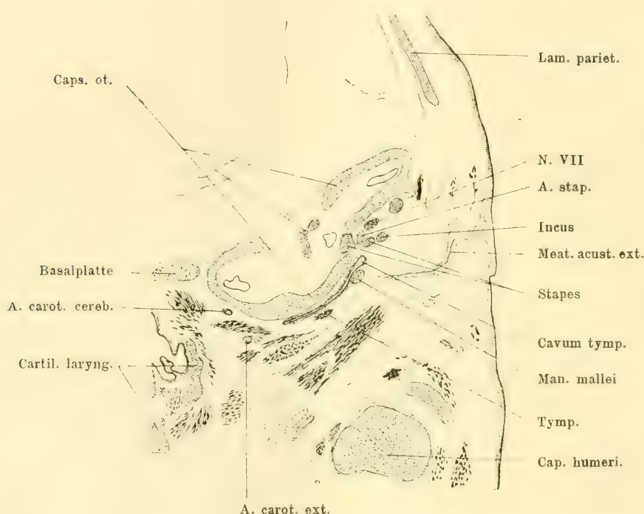


Fig. 14.
Querschnitt durch die Ohrkapsel von Mus musculus (G. L. 43 mm), entsprechend dem Steigbügel. Vergr. Zeiss a_2—3 (auf 3/4 verkl.).

zwischen beiden. Die Art. carotis facialis durchsetzt zwar die Columella auris nicht, das aber bedeutet keinen Unterschied, der dem Vergleich hinderlich sein könnte. J. Versluys hat bei den verschiedenen Arten der Reptilien die Beziehung zwischen der Columella auris und der Arterie (Art. columellaris) aus der Art. carotis dorsalis ausgiebig untersucht. Nach seiner Angabe unterscheidet man davon drei Formen: 1. Die Arterie

läuft vor der Columella auris, 2. sie durchsetzt die Columella auris, 3. sie zieht hinter der Columella auris empor. Darin liegen aber keine grundsätzlich wichtigen Unterschiede. Die eigentliche Grundform ist nach Versluys die, wo die Arterie die Columella auris durchsetzt, und aus dieser Grundform entwickelten sich die anderen Formen. („Die Art. facialis muss bei den Vorfahren aller Lacertilier und bei Sphenodon durch ein Loch im Stapes gelaufen sein." Versluys.) Nach dieser Angabe ist die Art. carotis facialis bei den Eidechsen nichts anderes als die grundsätzlich die Columella auris durchsetzende Arterie. Dann aber muss das gleiche auch für die Art. temporoorbitalis der Krokodile und die Art. temporomaxillaris der Schildkröten gelten, deren Homologie mit der Art. carotis facialis der Eidechsen bereits im vorigen Abschnitt begründet wurde. Somit ergibt sich, dass die Topographie der Art. columellaris bei den Reptilien mit der der Art. stapedia bei den Säugern prinzipiell ganz und gar übereinstimmt. Im Anschluss hieran möchte ich noch einen kleinen Irrtum von Jan Versluys korrigieren. Wenn derselbe sagt: „Wichtig ist allerdings, dass die Art. facialis ein Ast der Carotis interna, die Art. stapedialis aber ein Ast der Carotis externa ist, aber auch darin kann ich keinen Unterschied zwischen diesen Arterien sehen . . .", so scheint mir hierin ein Irrtum zu liegen. Wenn die beiden Arterien wirklich aus ganz verschiedenem Stamm entspringen würden, wie J. Versluys gesagt, so könnten wir sie wohl nicht als gleichwertig betrachten. In der Wirklichkeit ist aber die Art. stapedialis ebenso ein Ast der Art. carotis interna, wie die Art. carotis facialis. Damit können wir die Ansicht von Jan Versluys über die Homologie der Carotis facialis und Stapedialis zwanglos annehmen.

Was nun die Entwickelung der Art. stapedia bei den Säugern und die Entwickelung der Art. columellaris bei den

Reptilien anbelangt, so entsteht jedes der beiden Gefässe aus dem dorsalen Stücke des zweiten Arterienbogens. Tandler hat bei den Mäuse- und Menschenembryonen, und Grosser hat bei den Mikrochiropterenembryonen nachgewiesen, dass die Art. stapedia aus dem dorsalen Stücke des zweiten Arterienbogens sich entwickelt. Genauer sagt Tandler über die Entwickelung der Art. stapedia: „Der nächste Fortschritt im Aufbau der Art. stapedia kennzeichnet sich in der Weise, dass eine Längsanastomose zwischen erstem und zweitem Aortenbogen auftritt und dadurch der letztere das Gefässgebiet des ersteren zu übernehmen beginnt. Ist diese Anastomose hinlänglich ausgebaut, so bildet sich das bis dahin persistente dorsale Stück des ersten Aortenbogens spurlos zurück und nun sind die Rr. supraorbitalis, infraorbitalis und mandibularis Zweige eines Gefässes, welches in seinem proximalen Abschnitte als dorsaler Teil des zweiten Aortenbogens, in seinem distalen Abschnitte als Längsanastomose zwischen erstem und zweitem Bogen zu bezeichnen ist.“ Demnach sind an dem Stamm der Art. stapedia zwei Abschnitte zu unterscheiden: 1. ein dorsales Stück des zweiten Bogens und 2. eine Längsanastomose zwischen erstem und zweitem Arterienbogen. An das dieser Längsanastomose entsprechende Stück schliessen sich dann die Endzweige an. Wie sich das distale Stück der Art. stapedia bei den Chiropteren entwickelt, hat Grosser nicht angegeben. Bei einem Talpaembryo habe ich ein Bild gesehen, bei welchem man genau wahrnehmen kann, dass das dorsale Stück des zweiten Aortenbogens die Wurzel der Art. stapedia darstellt (Textfig. 15). Weiter konnte ich bei den Krokodilen konstatieren, dass das dorsale Stück des zweiten Arterienbogens die Anlage der Art. temporoorbitalis gewesen ist (Textfig. 11 a u. b). Hochstetter hat bei den Krokodilen schon die gleiche Tatsache angegeben und dazu gefunden, dass die Art. carotis facialis Rathkes bei den Eidechsen sich

auch aus dem dorsalen Stück des zweiten Arterienbogens entwickelt. Für die Schildkröten fehlen bisher Angaben über die Entwickelung der Art. temporomaxillaris. Leider konnte ich selbst weder die Entwickelung der Art. carotis facialis bei den Eidechsen noch die der Art. temporomaxillaris bei



Fig. 15.

Schnitt durch die Hyomandibulartasche eines Talpaembryo (Nr. 3). Hier kann man verschiedene entwickelungsgeschichtlich wichtige Beziehungen der Art. stapedia wahrnehmen. Vergr. Zeiss a_2—5 (auf $^3/_4$ verkl.).

den Schildkröten verfolgen, wegen der mangelhaften Objekte, trotzdem scheint mir aus der Angabe Hochstetters und meinen oben geschilderten Befunden der Schluss berechtigt, dass auch die Art. temporomaxillaris der Schildkröten aus dem dorsalen Stücke des zweiten Arterienbogens hervorgeht. Somit würde die Art. stapedia bei den Mammalia und die Art. columellaris bei den Reptilien miteinander auch entwickelungsgeschichtlich ganz übereinstimmen.

Weiter gehe ich nun daran, die Verzweigungen der beiden Arterien miteinander zu vergleichen. Bei den von mir untersuchten Eidechsen teilt sich die Art. carotis facialis, nachdem sie hinter der Columella auris emporgetreten ist, in zwei Arterien: eine Hauptfortsetzung und eine Art. mandibularis. Auch die Art. stapedia der Säuger hat zwei

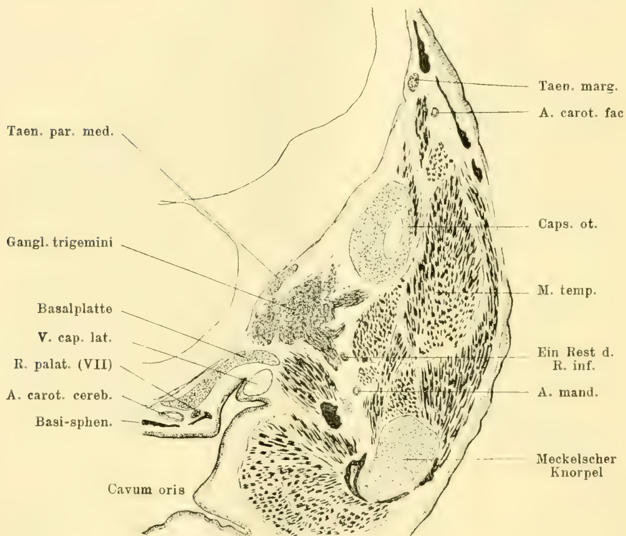


Fig. 16.

Querschnitt durch die Incisura prootica von Lacerta agilis. (G. L. 47 mm. K. L. 7 mm.) Vergr. Zeiss a_2—5 (auf $^3/_4$ verkl.).

Endäste, einen R. superior und einen R. inferior (Fig. 12). Können wir nun die zwei Äste der Art. carotis facialis mit dem R. superior und dem R. inferior der Art. stapedia vergleichen? Der R. superior der Art. stapedia bei den Säugern ist für die Entwickelung der Art. meningea media und der Orbitalarterien von Bedeutung. Die Hauptfortsetzung der Art. carotis facialis

bei den Reptilien ist das Hauptgefäss für die Orbitalarterie, dagegen entspringt eine Art. meningea media nicht aus derselben, überhaupt hat niemand bis jetzt bei den Eidechsen die Art. meningea media gefunden und ich habe mich auch ganz vergeblich bemüht, diese Arterie festzustellen. Die Art. carotis facialis läuft in der Schläfengrube unter dem Seitenflügel des Parietale und der Aussenseite der knöchernen, knorpeligen und häutigen Schädelkapsel anliegend nach vorn (Fig. 16). Der R. superior der Art. stapedia bei den Säugern läuft dagegen an der Innenfläche der Hirnschale. Somit findet sich tatsächlich im definitiven Verhalten ein grosser Unterschied zwischen beiden hinsichtlich der Topographie. Aber dieser Unterschied lässt sich durch das verschiedene Verhalten der Schädelkapsel erklären. Dafür werde ich einen Beweis anführen. Bei dem Embryo vom Erinaceus europaeus liegt der R. superior der Art. stapedia noch nicht im Innern der Schädelkapsel, sondern aussen von derselben, und zwar an der Aussenfläche des Chondrocraniums (Fig. 17). Erst später kommt er ins Innere des Schädelraumes zu liegen, dadurch, dass aussen das Squamosum eine neue Schädelseitenwand bildet. Bei den Eidechsen kommt eine solche nicht zustande, und so bleibt die Art. carotis facialis immer an der Aussenfläche des Schädels, dessen Seitenwände auch im ausgebildeten Zustand durch das Chondrocranium gebildet werden. Die Verschiedenheit in der Lage der Arterie bei beiden Formen beruht also auf den Verschiedenheiten, die die Schädel zeigen, Verschiedenheiten, auf die seinerzeit Gaupp hingewiesen hat. Obgleich also hier ein Unterschied zwischen beiden Arterien im definitiven Zustand vorhanden ist, so muss man doch, weil, wie oben erwähnt, das embryonale Verhalten von beiden ganz gleich ist, die beiden als gleichwertig erachten.

Der R. inferior der Art. stapedia bei den Säugern ist die Art. maxillaris interna primaria, und aus demselben entspringt

ein R. mandibularis (dentalis inferior s. alveolaris inferior) (Textfig. 12 u. 17). Die Eidechsen haben die Art. mandibularis als Ast der Art. columellaris und an dem Orbitalboden die dem Endast der Art. maxillaris interna primaria entsprechende Arterie, die aber hier bei den Eidechsen aus der Art. supra-

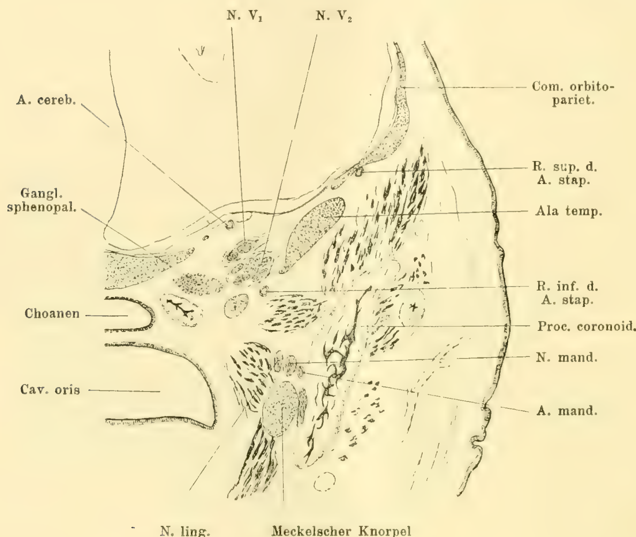


Fig. 17.

Querschnitt durch das vordere Ende des Gangl. trigemini von Erinaceus europaeus. Vergr. Zeiss a_2—3 (auf $^3/_4$ verkl.).

orbitalis entspringt. Wenn eine Verbindung zwischen der Art. mandibularis und der Art. infraorbitalis bei den Eidechsen vorhanden wäre, so würden die Verhältnisse ohne weiteres mit denen bei den Säugern vergleichbar sein. In einem von mir untersuchten Präparate konnte ich nun einen kleinen Ast von der Art. mandibularis wahrnehmen, welcher mit dem N. mandibularis sich kreuzt und mit dem N. maxillaris (V, 2)

eine Strecke verläuft (Fig. 16). Dieser Ast legt die Vorstellung nahe, dass er einen Rest jener postulierten Verbindung darstellt, und dass somit auch bei den Vorfahren der Eidechsen ein dem R. inferior der Stapedia entsprechendes Gefäss vorhanden gewesen sei, das, nach Abgabe der Art. mandibularis, zum Boden der Orbita verlief. Nach Verlust des Mittelstückes derselben wäre dann das proximale Stück des R. inferior zur Wurzel der Art. mandibularis geworden, und das distale Stück hätte eine Verbindung mit der Art. supraorbitalis erlangt, so dass es nun als Ast derselben erscheint. Künftige Befunde werden vielleicht imstande sein, diese Hypothese zu stützen, die ich durch die beigefügte, dem Schema Tandlers nachgeahmte Figur 18 näher erläutert habe.

Der dorsale Ast der Art. temporomaxillaris (Textfigg. 10 u. 2) bei den Schildkröten ist aus dem gleichen Grund, wie die dorsale Fortsetzung der Art. carotis facialis bei den Eidechsen, mit dem R. superior der Art. stapedia bei den Säugern zu homologisieren. Das Verhalten der dem R. inferior der Art. stapedia entsprechenden Arterie bei den Schildkröten ist je nach der Species etwas verschieden und kompliziert. Bei dem von mir grob anatomisch präparierten Fall (Testudo graeca) ist das Verhalten des R. inferior dem bei den Eidechsen prinzipiell ganz gleich. Nur darauf ist aufmerksam zu machen, dass das Versorgungsendgebiet des R. inferior bei beiden Formen etwas verschieden ist.

Anders liegen die Dinge bei den Emyden. Hier, bei Emys europaea, entspringt die Art. mandibularis an dem hinteren unteren Umfang der Orbita aus der Art. infraorbitalis, welche an dem hinteren Umfang der Orbita nach dem Orbitalboden zu läuft. Auf den ersten Blick sieht es demnach aus, als ob die Teilungsstelle der Art. temporomaxillaris in die Art. supraorbitalis und die Art. infraorbitalis sehr weit nach vorn verschoben ist. Aber in Wirklichkeit muss diese

Form wohl dadurch entstanden sein, dass die proximale Hälfte des unteren Astes der Art. temporomaxillaris rudimentär geworden, die Infraorbitalis selbst eine neue Verbindung mit der Supraorbitalis gewonnen hat, und die Abgangsstelle der Art. mandibularis aus der Infraorbitalis durch eine Anastomose weit nach vorn verschoben ist. Die distale Hälfte des unteren

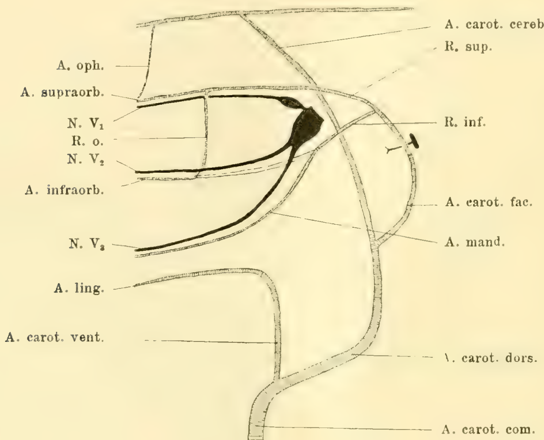


Fig. 18.

Schematische Darstellung der Kopfarterien bei den Eidechsen. Zugrunde gegangene Strecke nur zweilinig bezeichnet.

Astes bleibt somit als die Art. infraorbitalis erhalten. Einige tatsächliche Befunde sprechen zugunsten dieser Auffassung. Bei den Emyden konnte ich ganz sicher immer einen Ast finden, welcher direkt oberhalb der Columella auris aus der Art. temporomaxillaris entspringt, der lateralen Seite des Ganglion trigemini entlang und den zweiten Ast des N. trigeminus begleitend, bis zum hinteren unteren Umfang der Orbita verfolgbar ist (Textfigg. 10 u. 2). Das Verhalten dieses eben gesagten

Astes ist sehr ähnlich dem des R. inferior der Art. stapedia der Mäuse sowie des Erinaceus europaeus. Man könnte also diesen kleinen Ast als Rest des proximalen Stückes des unteren Astes der Art. temporomaxillaris betrachten.

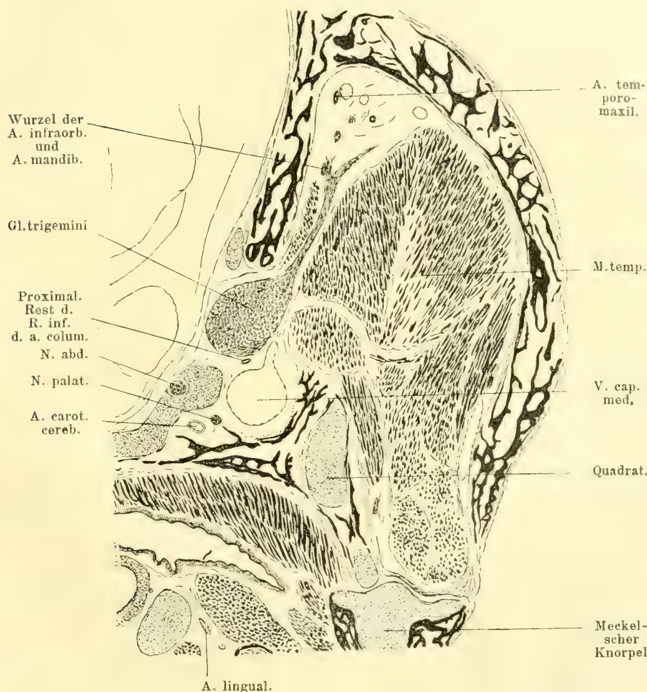


Fig. 19.

Querschnitt durch das Gangl. trigemini von Chelone viridis (22 mm). Vergr. Zeiss a_2—1 (auf $^3/_4$ verkl.).

Auch bei Chelone viridis konnte ich einen entsprechenden Ast, der sich wie ein proximaler Rest des R. inferior der Art. columellaris verhält, feststellen (Textfig. 19); auch sonst gleichen

die Kopfarterien dieser Form im wesentlichen ganz denen bei den Emyden, doch ist als Besonderheit eine Verbindung zwischen der Art. infraorbitalis und der Art. carotis cerebralis vorhanden.

Wieder etwas anders ist das Verhalten bei Podocnemis. Hier entspringen oberhalb der Columella auris die Art. mandibularis und eine kleine als ein Rest des proximalen Stückes

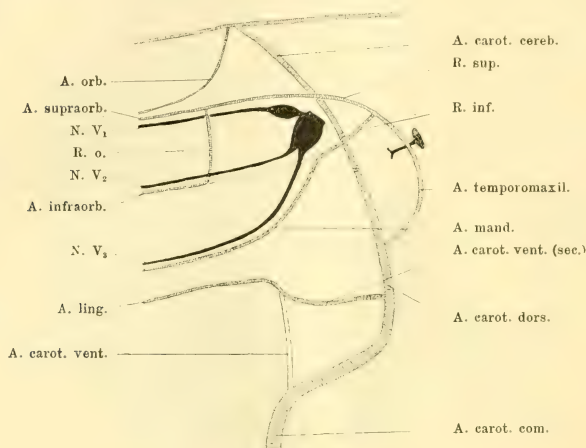


Fig. 20a—d.
Schematische Darstellungen der Kopfarterien von Schildkröten. Zweilinige bedeuten zugrunde gegangene Strecken.
a. Testudo graeca.

des R. inferior zu betrachtende Arterie aus der Art. temporomaxillaris gleichzeitig.

Somit ist die Form des unteren Astes der Art. temporomaxillaris, infolge der Verschiedenheit des Ursprungs der Art. mandibularis, verschieden, doch lässt sich jede Form gut verstehen, wenn man von dem Schema der Art. stapedia bei den Säugern ausgeht (Textfig. 20a, b, c, d).

Wie stellt sich nun das Verhalten der Art. temporoorbitalis bei den Krokodilen zu dem Schema? Bei den Krokodilen fehlt eine aus der Art. temporoorbitalis entstehende Art. mandibularis, anstatt deren wird der Unterkiefer von der Art. mandibularis, aus der Art. maxillaris interna, mit Blut versorgt. Ein Unterkieferast aus der Art. temporoorbitalis ist bisher von niemandem, weder von Rathke und Hochstetter noch

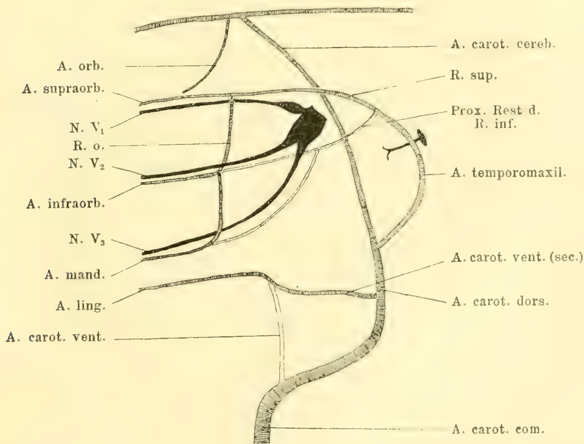


Fig. 20 b.
b. Emys europaea.

von sonst irgend jemandem angegeben worden, auch ich konnte einen solchen nicht finden. Trotzdem kann ich nicht glauben, dass die Art. temporoorbitalis niemals einen Unterkieferast abgegeben hat. Wenn wir übersichtlich die Entwickelung der Kopfarterien der Wirbeltiere studieren, so können wir wahrnehmen, dass der Oberkiefer und der Unterkiefer zuerst von den Endästen der Art. carotis ventralis ernährt wurden und dann zum Versorgungsgebiet des stapedialen Gefässes übergingen.

Somit muss wohl auch bei den Vorfahren der Krokodile ein Zustand vorhanden gewesen sein, in welchem der Oberkiefer und der Unterkiefer von beiden Seiten, einerseits von der Art. carotis ventralis und anderseits von einem dem stapedialen Gefäss der Säuger entsprechenden Gefässe ernährt wurden. Ein solches Stadium hat Tandler bei den Mäuseembryonen, Grosser bei dem Chiropterenembryo und Twinning bei dem

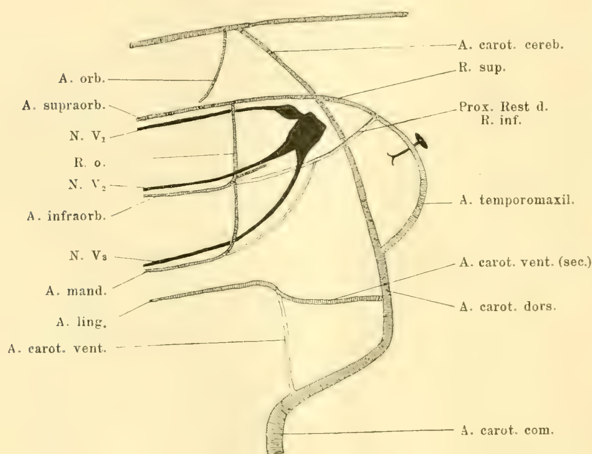


Fig. 20 c.
c. Chelone viridis.

Hühnerembryo beschrieben. [Die Art. auricularis bei den Hühnern (Twinning) muss der Art. stapedia bei den Säugern entsprechen.] Unter den Reptilien, wie schon gesagt, entspringt sowohl bei den Eidechsen als auch bei einigen Schildkröten die Art. mandibularis aus dem unteren Aste der Art. columellaris. Aus diesen vielen Tatsachen kann man wohl darauf zurückschliessen, dass auch bei den Vorfahren der Krokodile zu irgend einer Zeit einmal eine Art. mandibularis als Ast

der Art. temporoorbitalis vorhanden war. Der jetzt vorhandene Zustand bei den Krokodilen wäre in folgender Weise zu erklären. Der Unterkieferast der Art. carotis ventralis ist nicht zurückgebildet, und der Oberkieferast derselben verbindet sich mit der Art. infraorbitalis. Später ist die Anastomose zwischen der Art. carotis dorsalis und der Art. carotis ventralis gebildet worden, und dadurch ist die Art. maxillaris interna bei den

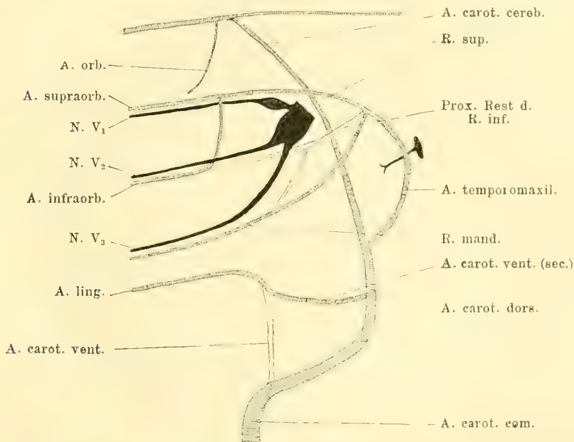


Fig. 20 d.
d. Podocnemis.

Krokodilen entstanden. Das proximale Stück des unteren Astes der Art. temporoorbitalis ist als verschwunden anzusehen, und das distale Stück derselben ist als die Art. infraorbitalis zurückgeblieben. In jüngerer Embryonalzeit ist das Endstück der Art. infraorbitalis eine Art. alveolaris superior gewesen, eine Tatsache, die dafür spricht, dass die Art. infraorbitalis wirklich ein distales Ende des unteren Astes der Art. temporoorbitalis gewesen sein muss. Einen Rest des proximalen

Stückes des unteren Astes habe ich allerdings nicht gefunden. In der Textfigur 21 zeige ich das Schema für die eben behandelten Kopfarterien von den Krokodilen.

Nun habe ich bis jetzt die Kopfarterien der Reptilien und der Säuger miteinander verglichen, und aus dieser vergleichend-

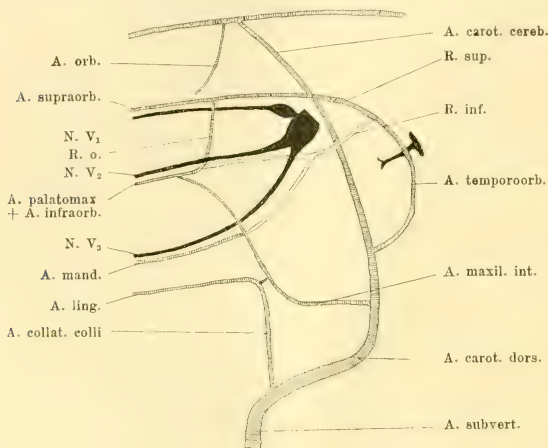


Fig. 21.

Schematische Darstellung der Kopfarterien von Krokodilen. Zweilinige bedeuten zugrunde gegangene Strecken.

anatomischen Betrachtung kann man folgende Homologie anerkennen:

Reptilien.		Säuger.	
A. carotis cerebralis A. columellaris	A. carotis dorsalis.	A. carotis interna oder cerebralis A. stapedia	A. carotis interna.
A. carotis ventralis.		A. carotis externa	

Die Verschiedenheit der Endverzweigungen von jeden Arterien bei beiden Tierarten muss aus den speziellen Ent-

wickelungsverschiedenheiten erklärt werden. Jedenfalls sind die Kopfarterien der Reptilien sowie der Säuger auf das gleiche Schema zurückzuführen, nur stehen die der ersteren eine Stufe tiefer als die der letzteren.

Am Ende muss ich noch kurz darauf aufmerksam machen, dass die Art. maxillaris interna bei den Krokodilen etwas ganz anderes, als die gleichnamige Arterie bei den Säugern ist. Während die Art. maxillaris interna der Säuger, wie z. B. Grosser bei den Chiropteren ganz klar angedeutet hat, die Art. maxillaris interna secundaria Tandlers ist, ist die Art. maxillaris interna bei den Krokodilen ein Abkömmling der Art. carotis ventralis, welcher später mit der Art. carotis dorsalis sich verbindet und hauptsächlich von der letzteren Blut aufnimmt.

Über die Arteria trachealis.

Ich habe bei den Eidechsen und Schildkröten eine besondere Arterie „Art. trachealis“ erwähnt (Taf. 9, Fig. 1 u. 3), welche von dem Pulmonalisbogen ausgeht und zunächst wie ein einfaches Ernährungsgefäss für die Trachea aussieht. Merkwürdigerweise hat Rathke nie darauf aufmerksam gemacht. Van Bemmelen hat aber bei Hatteria, Lacerta und Anguis diese Arterie gefunden, und Bojanus hat sie bei Testudo europaea (d. h. Emys lutaria) gezeichnet. Ich selbst habe sie bei Lacerta sowie bei Schildkröten festgestellt. Ob die Krokodile diese Art. trachealis haben, welche von der Art. pulmonalis abgegeben wird, hat Hochstetter nicht ange-

geben. Ich konnte in einer Serie (I), in welcher man den Pulmonalisbogen und die Art. pulmonalis gut konstatieren kann, keine Spur von ihr finden.

Bei den Säugern und Vögeln ist die Art. pulmonalis eine zuführende Arterie des Respirationskreislaufes, infolgedessen gibt es da keine Ernährungsarterie, welche aus der Art. pulmonalis entspringt, und alle Verzweigungen der Art. pulmonalis dringen in das Lungengewebe hinein und dienen dem respiratorischen Gasaustausch. Bei den Amphibien gibt es nach Gaupp eine Art. pulmo-cutanea, welche sich einerseits in die Lunge und anderseits an die Mund- und Rachenhöhle sowie an die Haut begibt. Sie teilt sich also in zwei Äste, eine Art. pulmonalis und eine Art. cutanea dorsalis magna. Von ihnen ist die Art. pulmonalis die eigentliche Lungenrespirationsarterie, während die Art. cutanea dorsalis magna zwei Aufgaben hat, erstens für die Mundhöhlen- und Hautrespiration das Blut zuzuführen, und zweitens mit demselben Blut die Haut und ihr Verbreitungsgebiet zu ernähren.

Bei den Reptilien entwickelt sich die Lungenatmung fast vollständig, und infolgedessen ist die Art. pulmonalis gut ausgebildet, wie bei den höheren Wirbeltieren, Vögeln und Säugern. Bei der Stellung der Reptilien liegt es aber nahe, nach Andeutungen jenes Amphibienzustandes der Pulmonalis-Verzweigung zu suchen. Und da bietet sich eben die Art. trachealis dar. Denn in ihr liegt ein Ast der Art. pulmonalis vor, der nicht in die Lunge eindringt, sondern zur Schleimhaut des zu der Lunge führenden Luftrohres geht. So erscheint die Vorstellung nicht unberechtigt, dass die Art. trachealis der Reptilien auf die Art. cutanea dorsalis magna der Amphibien zurückzuführen ist und auch bei den Reptilien einerseits der Ernährung der Luftröhre und anderseits dem an der Schleimhaut der Luftröhre und Mundhöhle stattfindenden Respirationsvorgang dient. Es ist dabei

hinzuzufügen, dass bei den Amphibien (Frosch) sich in der Schleimhaut der Mundhöhle auch das Gefäss verteilt, das die Stimmlade versorgt. Dass dabei Anastomosen beider Gefässgebiete bestehen, ist wohl sicher, und es würde somit die Verschiedenheit der Endgebiete der Art. cutanea dorsalis magna (— Mund-Rachenhöhle —) und der Art. trachealis (— Kehlkopf und Luftröhre —) kein Hindernis bieten, die beiden Gefässe miteinander zu vergleichen.

Literaturverzeichnis.

1. van Bemmelen, J. F., Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zoolog. Anz. 9. Nr. 231—232. 1886.
2. Derselbe, Die Halsgegend der Reptilien. Zoolog. Anz. 10. Nr. 244. 1887.
3. Boas, J. E. V., Über die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morpholog. Jahrb. Bd. 13. 1888.
4. Bojanus, L. H., Anatome Testudinis europaeae. 1819.
5. Davenport, C. B., Note on the carotid and the ductus Bottali of the Alligator.
6. Ellenberger, W. und Baum, Anatomie des Hundes. 1891.
7. Dieselben, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 1908.
8. Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier. 1852.
9. Fritsch, G., Zur vergleichenden Anatomie der Amphibienherzen. Arch. f. Anat. und Physiolog. 1896.
10. Gaupp, E., Anatomie des Frosches. 1896.
11. Derselbe, Die Entwickelung des Kopfskelettes. Hertwigs Handb. d. vergleich. u. exper. Entwickelungsgesch. d. Wirbeltiere. Bd. 3. 1905.
12. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. 1901.
13. Grosser, O., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Gefässsystems der Chiropteren. Anat. Hefte. H. 55. Bd. 17. 1901.
14. Haller, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1904.
15. Hochstetter, F., Über den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel. Morpholog. Jahrb. Bd. 16. 1890.
16. Derselbe, Die Entwickelung des Gefässsystems. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entwickelungsgesch. d. Wirbeltiere. Bd. 3. 1905.
17. Derselbe, Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems der Krokodile. 1906. — Voeltzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Bd. IV.
18. Hofmann, M., Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. und Anthrop. 2. 1900.

19. Hürlimann, R., Die arteriellen Kopfgefässe der Katze. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiolog. Bd. 29. 1912.
20. Mackay, J. Y., The development of the branchial arterial arches in birds, with special reference to the origin of the subclavians and carotids. Phil. Transact. Vol. 179. 1888.
21. Rathke, H., Über die Entwickelung der Arterien, welche bei den Säugetieren von dem Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. und Physiolog. 1843.
22. Derselbe, Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. Denkschr. d. Wiener Akademie d. Wissensch. Math.-Naturw. Kl. 13. 1857.
23. Derselbe, Bemerkungen über die Entstehung der bei manchen Vögeln und den Krokodilen vorkommenden unpaarigen gemeinschaftlichen Carotis. Arch. f. Anat. und Physiolog. 1858.
24. Derselbe, Untersuchung über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. 1866.
25. Schmidt, K., Die arteriellen Kopfgefässe des Rindes. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiolog. Bd. 17. 1910.
26. Shiino, K., Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes. I. Das Chondrocranium von Crocodilus etc. Anat. Hefte 1914. Bd. 50. H. 2.
27. Siebenrock, F., Das Skelett der Lacerta Simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-Naturw. Kl. Bd. 103. Abt. 1. 1894.
28. Derselbe, Das Kopfskelett der Schildkröten. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-Naturw. Kl. Bd. 106. Abt. 1. 1897.
29. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1846.
30. Tandler, J., Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschr. d. Wiener Akademie der Wissensch. 67. 1899.
31. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb. 30. 1902.
32. Twinning, H., The embryonic history of carotid arteries in the chick. Anat. Anz. 29. 1906. Nr. 24.
33. Versluys, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. 1898. Inaug.-Diss. d. philosoph. Fak. d. Universität Giessen. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 12. H. 2. 1898.
34. Vogt, C. und E. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. 2. 1889—1894.
35. Watkinson, G. B., The cranial nerves of Varanus bivittatus. Morph. Jahrb. Bd. 35. 1906.
36. Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1909.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 9.

Fig. 1 und 2. Die von ventral (1) und von der linken Seite (2) gesehenen Kopf- und Hals-Arterien der Eidechse (Lacerta agilis). $2^1/_2$ mal vergrössert und ein wenig schematisch gezeichnet.

Fig. 3 und 4. Die von ventral (3) und von der linken Seite (4) gesehenen Kopf- und Hals-Arterien der Schildkröte (Testudo graeca). 2 mal vergrössert und auch ein wenig schematisch gezeichnet.

Aus dem normal-anatomischen Institut der Universität Kopenhagen.
(Direktor: Prof. Dr. med. Fr. C. C. Hansen.)

ÜBER

INJEKTIONEN DES „REIZLEITUNGSSYSTEMS" UND DER LYMPHGEFÄSSE DES SÄUGETIERHERZENS[1].

VON

OTTO C. AAGAARD, UND **H. C. HALL,**

EHEMALIGER PROSEKTOR AM NORMAL-ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT KOPENHAGEN.

EHEMALIGER PROSEKTOR AM PATHOLOG.-ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT KOPENHAGEN.

Mit 9 Figuren im Text und 13 Figuren auf den Tafeln 10/17.

[1]) Als Vortrag in der biologischen Gesellschaft zu Kopenhagen am 30. Okt. 1913 mitgeteilt.

I.

Die zahlreichen Forscher, die sich mit der normalen Anatomie des Atrioventricularbündels beschäftigten, haben beinahe alle die gewöhnlichen histologischen Untersuchungsmethoden benutzt, um mittels Schnittserien und eventuell Rekonstruktion die Verlaufs- und Ausbreitungsweise des spezifischen Muskelsystems verfolgen zu können. Solange von dem Studium des Tawaraschen Knoten oder des Hauptstammes und der beiden Crura des Bündels die Rede ist, lässt sich diese Technik als Regel einigermassen leicht durchführen, sobald man aber die subendocardialen Endzweige des Muskelsystems durch Serienuntersuchung und Rekonstruktion zu verfolgen wünscht, hat sich diese Methode als äusserst mühevoll und in den meisten Fällen praktisch gesprochen undurchführbar erzeigt, wenigstens wenn die Untersuchung an einem grösseren Herzen vorgenommen werden soll.

Tawara (20) hebt es gerade selbst in seiner Monographie: „Das Reizleitungssystem des Säugetierherzens" hervor; in seiner Darstellung von dem Atrioventricularbündel am Schafherzen S. 87 findet sich folgender Passus: „es war mir unmöglich, den noch weiteren Verlauf der einzelnen Endausbreitungen des rechten Schenkels unter dem Mikroskope zu verfolgen, weil sie zu komplizierte Verlaufsweisen zeigten. Ich will deshalb diese Endausbreitungen weiter unten makroskopisch be-

schreiben". Wenige Seiten weiter schreibt Tawara, wo er seinen Versuch, die Beziehung der anscheinend zerstreuten, isolierten Gruppen von Purkinjeschen Zellen im Myocard zu den subendocardialen Verzweigungen durch Serienschnitte zu verfolgen, erwähnt: „aber dieser Versuch gelang mir nur teilweise, weil die zahlreichen Endzweige des linken Schenkels sich in zu viel Endausbreitungen zerteilten, nach zu vielen Richtungen verliefen und zu wirre Netze bildeten, als dass sie sich unter dem Mikroskop einzeln genauer hätten verfolgen lassen".

Es geht aus den genannten Zitaten genügend deutlich hervor, welche Schwierigkeit mit dem Studium der Endausbreitungen des Atrioventricularbündels verbunden sind, wenn die gewöhnliche histologische Technik benutzt wird. Einzelne Untersucher [Fahr (7), Witt (23)] haben jedoch nicht nur von dem Hauptstamm des Bündels und von den Crura, sondern auch von den Endausbreitungen Rekonstruktionen vorgenommen, und haben auf diese Weise Bilder geschaffen, die zwar von der allergröbsten Morphologie des Purkinjeschen Netzes, aber keineswegs von den feineren Einzelheiten der Ausbreitungen einen Eindruck geben.

Auch Tawara begnügt sich damit, die Endausbreitungen in dem Umfange zu verfolgen, wie es mit unbewaffnetem Auge möglich ist. Allerdings lässt sich eine solche Untersuchung oft in grossem Umfange durchführen, weil die Endausbreitungen, die Purkinjeschen Fäden — wenigstens am Hufgängerherzen — als ein ziemlich distinktes feines graues Netz unter dem Endocard der beiden Ventrikel wahrzunehmen sind. Anderseits muss aber hervorgehoben werden, dass die Deutlichkeit, mit welcher das Netz erscheint, individuellen Schwankungen ausgesetzt ist, die von der Dicke des Endocards, sowie von der an den Purkinjeschen Fäden gelagerten Menge Fettgewebe abhängig sind. Ferner wird man selbstredend nicht

imstande sein, bei der einfachen makroskopischen Betrachtung, die Purkinjeschen Fäden auf ihrem Wege in die Tiefe des Myocards hinein zu verfolgen.

Es wäre also zu wünschen, dass sich das Purkinjesche Netz mittels einer makroskopischen Präparationsmethode mehr anschaulich darstellen liesse. Die zur Wiedergabe der anatomischen Details gewöhnlich angewandte Methode — die Dissektion — ist indessen nur für einen begrenzten Teil des Atrioventricularbündels, und zwar für den Hauptstamm und die Hauptschenkeln geeignet; dahingegen lassen sich aber entschieden die feineren Endausbreitungen nur sehr unvollkommen und willkürlich auf dissektorischem Wege darstellen.

Was die mikroskopische Darstellung des Atrioventricularbündels mittels Dissektion betrifft, sei übrigens an Holls (10) Arbeit in der „Archiv f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte“ 1912, S. 62 hingewiesen. Der Verfasser betont hier, dass während der Tawaraschen Knoten, der Hauptstamm und die beiden Crura sowohl am menschlichen wie am tierischen Herzen sehr leicht durch Dissektion darzustellen sind, so muss bei der makroskopischen Untersuchung des Endocards — besonders beim Menschen — grosse Vorsicht wahrgenommen werden, um über den Verlauf der Endausbreitungen nicht zu bestimmte Schlüsse zu ziehen.

Die makroskopischen Präparationsmethoden, die übrigens benutzt werden könnten, sind dann teils Färben von den Purkinjeschen Fäden mittels bestimmten Stoffen, teils Injektion von Farblösungen in den Bindegewebescheiden der Muskelfäden.

Was die erstere dieser Methoden anbelangt, wird es schon eine wohlbekannte Tatsache sein, dass das spezifische Muskelsystem — wenigstens mit Rücksicht auf den Hauptstamm und die Endausbreitungen — bedeutend grössere, wenn auch individuell schwankende Mengen von Fett und Glycogen ent-

hält, als die gewöhnliche Muskulatur des Myocards. Bei spezifischer Färbung dieser Stoffe wäre es demnach möglich, das atrio-ventriculare System von der übrigen Herzmuskulatur herauszudifferenzieren; es zeigt sich indessen, dass während diese Methode für die histologische Untersuchung sehr günstig ist [Aschoff (2)], sie doch zum makroskopischen Zwecke weder zuverlässige noch konstante Bilder gibt.

Von den makroskopischen Darstellungsmethoden bleibt dann nur noch die Injektion übrig. Es besteht dieselbe darin, eine farbige Flüssigkeit in die Bindegewebescheide des atrioventricularen Bündels und dessen Endausbreitungen mittels einer feinen Kanüle einzuspritzen. Die Methode ist früher in der Literatur von Lhamon (12) und Cohn (4) erwähnt worden[1]).

Ehe wir zu einer näheren Besprechung der früher angestellten Injektionsversuche übergehen, möchten wir einige Bemerkungen über die Anatomie der Bindegewebescheiden, sowie über solche Bedingungen, die für eine erfolgreiche Injektion erforderlich sind, vorausschicken.

Wenn durch Injektion von einer farbigen Flüssigkeit in die Bindegewebescheide der Purkinjeschen Fäden tatsächlich die genaue anatomische Ausbreitung dieser Verzweigungen festgestellt werden sollte, dann müssten dieselben notwendigerweise von so „geschlossenen" Bindegewebescheiden oder Bindegewebemembranen umgeben sein, dass die Injektionsmasse von den letzteren gehindert wurde, in das umgebende Gewebe hineinzudringen.

[1]) Von diesen Verfassern erschien Cohns kurze Mitteilung: „Observations on injection specimens of the conduction system in ox hearts" („Heart", Vol. IV, Nr. 3, 1913) erst nachdem unsere Untersuchungen zum Teil beendigt waren, und Lhamons mehr ausführliche Arbeit: „The sheath of the sinoventricular bundle" („American Journal of Anatomy", Vol. XIII, Nr. 1, 1912) ist uns wegen Schwierigkeiten bei dem Herbeischaffen der betreffenden Nummer von „American Journal of Anatomy" erst nach der kompletten Vollendung unserer vorliegenden Arbeit zuhanden gekommen.

Da die Purkinjeschen Fäden bekanntlich schon lange ehe Tawara sie als Endausbreitungen des atrio-ventricularen Bündels identifizierte, beschrieben worden sind [Purkinje (15) 1845], ist die Anatomie derselben — und die Bindegewebescheiden damit eingeschlossen — selbstredend oft früher von Verfassern behandelt worden. Während Purkinje selbst die Bindegewebescheiden überhaupt nicht erwähnt, gibt Renaut (16), Ranvier als den ersten an, der sie beschrieben haben soll. In seinem Handbuch (1893) schrieb Renaut, dass die bindegewebige Hülle der Purkinjeschen Zellen von konzentrischen Lamellen aufgebaut ist, dass dieselben aber keine zusammenhängende Scheide bilden — wie z. B. die lamellöse Scheide der Nerven, sondern im Gegenteil eine offene Hülle, deren Bindegewebebündel sich leicht auseinander treiben lassen; auch findet sich keine zusammenhängende Endothelschicht an den Scheiden. Ferner wird von Renaut angegeben, dass weder Bindegewebe noch Gefässe ins Innere der Purkinjeschen Fäden hineindringen. In Koellikers (11) „Handbuch der Gewebelehre“ (1902) wird gleichfalls hervorgehoben, dass weder Bindegewebe noch Blutgefässe im Innern der Purkinjeschen Fäden vorzufinden sind.

Unter den späteren Untersuchern hat namentlich Tawara (20) selbst eine mehr ausführliche Darstellung von den Bindegewebehüllen der spezifischen Muskelbündel am Herzen, und speziell von den Purkinjeschen Fäden gegeben. Tawaras Untersuchungen sind später von Keith, Fahr, Mönckeberg u. a. bestätigt worden. Tawara betont, dass während die gewöhnliche Herzmuskulatur überall von feinen lockeren Bindegewebefibrillen umwunden ist, die einzelnen Purkinjeschen Fäden in einer festeren Bindegewebescheide gelagert sind, aus der zwar feinere Ausläufer (falsche Septen) zwischen die oberflächlichen Zellen eines Purkinjeschen Fäden hineinziehen können, aber nie wahre Septen, die den einzelnen Purkinje-

schen Faden in Unterabteilungen teilt. Dass den Purkinjeschen Fäden selbst ein inneres feines Bindegewebenetz fehlt, welches die einzelnen Purkinjeschen Zellen umspinnt und somit auseinander trennt, und dass ferner kein Capillarsystem in den einzelnen Fäden vorhanden ist, trägt dazu bei, die Durchkreuzung und Zusammenschmelzung der Fibrillen der Purkinjeschen Zellen zu erleichtern.

Tawara gibt nun eine mehr ausführliche Darstellung von dem Verhalten der Bindegewebescheide bei den verschiedenen von ihm untersuchten Tieren; und alles in allem können die Befunde als einigermassen übereinstimmend bezeichnet werden. Beim Schaf findet sich sowohl im Verbindungsbündel als auch in den beiden Hauptcrura zweierlei Bindegewebescheiden, und zwar eine gemeinschaftliche, die das ganze Bündel bzw. die beiden Crura umhüllt und sie von der gewöhnlichen Herzmuskulatur trennt, teils eine spezielle Bindegewebescheide, die jeden einzelnen Muskelfaden umgibt. Die erstere dieser Scheiden ist von lockerem Bindegewebe und elastischem Gewebe aufgebaut, als Regel sehr kräftig und steht mit dem interstitiellen Bindegewebe der gewöhnlichen Muskulatur im Myocard in direkter Verbindung. Sie nimmt allmählich ab, und ihre Struktur wird mehr locker, wo die beiden Crura ihre subendocardiale Lagerung erreicht. Die die einzelnen Muskelfäden umgebende Bindegewebemembran ist viel zarter, schmiegt sich als eine Hülle um jeden einzelnen Faden und dessen Unebenheiten, dringt aber nie ins Innere des Fadens hinein. Das lockere Bindegewebe zwischen den Muskelfäden enthält Gefässe und Nerven.

Die Endausbreitungen, d. h. die Purkinjeschen Fäden, haben, wie schon oben erwähnt, eine mehr oder weniger dicke, aber immer distinkte Bindegewebescheide. Die Beziehung der Scheide zu dem innerhalb derselben gelagerten Purkinjeschen Fäden lässt sich oft am besten an Schnitten von ge-

härteten Präparaten beobachten, und zwar weil während der Alkoholbehandlung der Faden stärker zusammenschrumpft als die umgebende Bindegewebescheide, und demnach ein freier Raum zwischen der letzteren und dem Faden gebildet wird. Es besteht also eine relativ lose Verbindung zwischen den Purkinjeschen Zellen und deren Scheide, eine Frage, auf die wir später zurückkommen werden. Die betreffende Bindegewebescheide enthält zahlreiche Kerne und Capilläre und ihre Fibrillen kommunizieren teils mit dem gewöhnlichen subendocardialen Bindegewebe, teils mit den interstitiellen Bindegewebefäden des angrenzenden Myocards. Dagegen meint Tawara — wie die bereits genannten Verfasser — dass von der Bindegewebehülle keine Capillare zwischen die einzelnen Purkinjeschen Zellen hineinziehen. Zum Schluss sei nur bemerkt, dass je nachdem die Purkinjeschen Zellen in die Fibrillen der gewöhnlichen Muskulatur des Myocards hinübergehen, die Scheide allmählich dünner wird, um sich schliesslich in das Perimysium der Herzmuskelfäden zu verlieren.

Beim Hund und beim Menschen, deren atrio-ventriculare Systeme wie bekannt in Struktur fast identisch sind, besitzen die den Purkinjeschen Fäden entsprechenden Endausbreitungen des Atrioventricularbündels eine Bindegewebescheide, die zwar bedeutend stärker ist als das gewöhnliche Perimysium der Herzmuskulatur, aber nicht so ausgesprochen wie die bei den Hufgängern vorgefundene, was auch wir bestätigen können.

Der erste Verfasser, welcher die Möglichkeit einer Injektion von dem die Endausbreitungen des Atrioventricularsystems umgebende Bindegeweberaum erwähnt, ist Curran (5)[1]. Indem Curran davon ausgeht, dass das Atrioventricularbündel, welches für die Reizleitung von den Atrien nach den Ven-

[1]) Siehe jedoch unten die Erwähnung von Eberths (6) Darstellung von den Lymphgefässen des Endocards beim Kalb.

trikeln annehmlich eine Rolle spielt, entweder überhaupt nicht kontraktionsfähig ist, oder sich wenigstens zu einer anderen Zeit als die umgebende Muskulatur kontrahiert, ist er der Meinung, dass eine Art von Bursa um das Atrioventricularbündel entschieden vorhanden sein muss, um die Friktion während der Kontraktion des Herzens zu vermindern. Er sieht die oben besprochenen Bindegewebescheiden als einen derartigen Schutzmechanismus an, und ohne in irgend welcher Weise die histologischen Einzelheiten dieser Bursa anzugeben, beschreibt er sie als von zwei Schichten von Bindegewebe begrenzt, von denen eine das Muskelbündel selbst umgibt, und die andere die Wand des Kanals bekleidet, in dem das Muskelbündel gelagert ist. Der Raum zwischen den beiden Schichten soll mitunter von feinen Strängen durchkreuzt sein, die jedoch oft fehlen, und soll übrigens von einer schlüpfrigen Flüssigkeit, deren Konsistenz zäher ist als gewöhnliche Lymphe, gefüllt sein. Diese grosse Bursa, die konstant um den Hauptstamm des Bündels während der Passage durch Pars membranacea septi vorzufinden ist, sollte dann mit den Bindegeweberäumen um die Endausbreitungen in direkter Verbindung stehen, was für die Ausbreitung eines Entzündungsprozesses an den Endausbreitungen des Reizleitungssystems entlang — nach Curran eine Rolle spielen dürfte. Es wird ferner von Curran angegeben, dass man um eine Kommunikation der Hauptbursa mit dem lokeren Bindegewebe des subendocardial verlaufenden linken Crus nachzuweisen, eine „Blasenpfeife" in die Hauptbursa einführen und dann die Luftblasen an den Verlauf des linken septalen Zweigs entlang verfolgen kann. Curran hat keine Injektion mit farbigen Flüssigkeiten versucht und gibt, wie schon erwähnt, weder die makroskopischen Einzelheiten beim Verlauf der Injektion, noch eine nähere Beschreibung von der Bursa und den Scheiden.

Es ist, wie schon erwähnt, erst Lhamon und Cohn, die

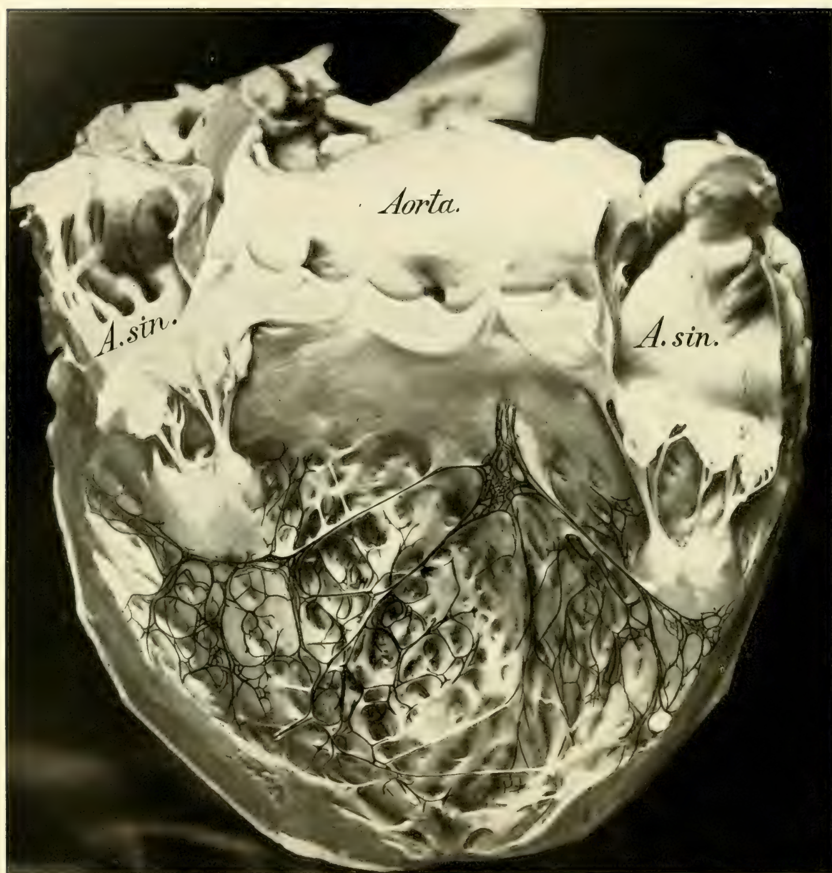


Fig. 1.



Fig. 2.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

mit Injektion von dem Atrioventricularbündel und dessen Endausbreitungen Versuche in weiterem Umfange angestellt haben. Die von Lhamon (12) vorgenommenen Injektionsversuche beziehen sich auf 60 Herzen vom Ochsen, Kalb, Schaf und Lamm; er wandte zu diesem Zweck eine gewöhnliche Spritze für subcutane Injektion an, und als Injektionsmasse entweder Tusch, Berlinerblaulösung oder Luft. Es gelang ihm auf diese Weise in einer gewissen Zahl der Fälle eine mehr oder weniger vollständige Injektion des peripheren Purkinjeschen Netzes, sowie von den beiden Hauptzweigen des rechten und linken Ventrikels, von dem Verbindungsbündel und dem Tawaraschen Knoten zu erzielen. Als Injektionsstelle benutzte er teils die Hauptstämme im rechten und linken Ventrikel, teils die Stelle, wo nach Currans Angabe die oben besprochene Bursa vorzufinden war.

Auf Grundlage seiner an dem Bündel vorgenommenen Injektionen und Dissektionen verneint nun Lhamon im Gegensatz zu Curran die Entwickelung einer eigentlichen Bursa um das Bündel, wo dasselbe durch Septum fibrosum passiert. Auch will er nicht zugeben, dass der Raum zwischen den Bindegewebescheiden und den Muskelfäden eine Flüssigkeit enthalten sollte, und stützt seine Anschauung darauf, dass, wenn er denselben Purkinjeschen Faden von 2 Stellen aus injizierte, die Injektionsmasse dann zusammenlief ohne von irgend welcher zwischenliegenden Flüssigkeit gehemmt zu werden.

Die Mitteilung von Lhamon enthält übrigens keine nähere Beschreibung von der Topographie oder Morphologie des Purkinjeschen Netzes; der Verfasser begnügt sich damit, eine Photographie von einem linken Ventrikel eines Ochsenherzens herzusetzen, die seiner Angabe nach — nur höchst unvollkommen den Umfang der Injektion wiedergibt. Es geht ferner auch nicht aus seiner Darstellung genügend deutlich

hervor, in wie weitem Umfang die Injektion des rechten Ventrikels gelungen ist; er hebt aber jedenfalls hervor, dass das rechte Herz bedeutend schwieriger zu injizieren ist als das linke, vielleicht wegen eines dichteren Umschliessens der Scheiden um die Muskelfäden.

Lhamon gibt darauf eine ganz kurze Beschreibung von dem Übergang der Purkinjeschen Fäden in die gewöhnliche Muskulatur des Myocards und zeigt auf einer Abbildung (Fig. 4 in seiner Abhandlung) wie die Injektion der Scheide plötzlich aufhört, wo die Muskelelemente des Purkinjeschen Faden in die gewöhnlichen Muskelfäden des Myocards übergehen. Zuletzt behandelt Lhamon die Frage, inwieweit die Bindegewebescheiden, die sich so leicht injizieren lassen, in irgend welcher Beziehung zum Lymphsystem stehen sollten. Da sich die Scheiden in das Perimysium der gewöhnlichen Muskelfäden des Myocards fortsetzen, war es natürlich anzunehmen, dass, falls die Scheiden einen Lymphraum begrenzten, dies auch mit dem Perimysium der Fall sein müsste; dass dieser Lymphraum sich um die einzelnen Muskelfäden des ganzen Myocards fortsetzen sollten, wäre aber nach Lhamons Auffassung nicht wahrscheinlich.

Cohns (4) Mitteilung ist sehr kurz gefasst; er hat mittels einer ähnlichen Technik wie Lhamon die Endausbreitungen im rechten und linken Ventrikel beim Ochsen injiziert. Auch er gibt keine nähere Beschreibung von der Morphologie des Purkinjeschen Netzes, sondern begnügt sich damit eine Photographie herzusetzen, die die Injektion des Muskelnetzes am bzw. rechten und linken Ventrikel wiedergibt. Er bespricht dagegen etwas mehr ausführlich die Weise, auf die sich das Netz füllt. Beim Einstich in das linke Crus des His-Tawaraschen Bündels werden zuerst die beiden Zweige gefüllt, die durch die falschen Sehnenfäden vom Septum nach dem vorderen und hinteren Papillarmuskel hinüberziehen, während der Zweig

nach Apex, welcher von 2 Köpfen der beiden ersteren entsteht, erst nachher gefüllt wird; das Netz an der Basis füllt sich zuletzt. Was den rechten Ventrikel betrifft, gibt Cohn nun einen ganz ähnlichen Verlauf an. Er schreibt: Im rechten Ventrikel verläuft ein Zweig nach dem vorderen grossen Papillarmuskel und nach der venösen Basis des rechten Ventrikels, und ein Zweig an den Rand des Moderatorbandes entlang nach dem grossen septalen Papillarmuskel und Conus arteriosus. Der dem Apex zulaufende Zweig entspringt mit getrennten Köpfen den beiden vorausgehenden.

Ganz abgesehen davon, dass Cohn in der obigen Beschreibung die Namen der Papillarmuskel verwechselt hat, sei bloss hier bemerkt, dass während der Verlauf der Injektion im linken Ventrikel im grossen und ganzen mit unseren Erfahrungen übereinstimmt, der rechte Ventrikel sehr beträchtliche Abweichungen darbietet, worauf wir in der Beschreibung unserer eigenen Injektionen später zurückkommen werden.

Dass die Injektionsmasse zuerst die Papillarmuskeln und dann Apex und Basis erreicht, muss infolge Cohn für einen ähnlichen Verlauf der Reizleitung von den Atrien nach den Ventrikeln sprechen, eine Anschauung, die schon von Aschoff und Tawara vertreten worden ist.

Eigene Untersuchungen.

Wir haben in der vorliegenden Arbeit gesucht, die Lösung folgender Hauptaufgaben zu erbringen:

Erstens: Die Endausbreitungen des atrio-ventricularen Bündels durch Injektion zu veranschaulichen und womöglich

festzustellen, an welchen Tieren diese Injektion durchführbar sei.

Zweitens: Eine mehr detaillierte histologische Untersuchung vorzunehmen von der Ausbreitung der Injektion, sowie von der Beziehung derselben zu den Bindegewebescheiden und zu der gewöhnlichen Muskulatur des Myocards.

Drittens: Womöglich auf injektorischem Wege neue Verbindungsbahnen am Herzen zu entdecken, und zwar speziell zwischen dem Atrioventricularknoten und dem Sinusknoten.

Die zweite Hauptfrage unserer Arbeit — von den Lymphgefässen des Endocards — hat sich als eine ganz natürliche Konsequenz der zuerst genannten Injektionsversuche entwickelt, und zwar weil wir beim Durchgang der schon vorliegenden Untersuchungen über Injektionen im Endocard schnell darüber klar wurden, dass frühere Verfasser — bis auf einen einzelnen — bei Injektionsversuchen im Endocard die Injektion der Verzweigungen des spezifischen Muskelsystems am Herzen von der Injektion der Lymphgefässe des Endocards nicht hinlänglich unterscheidet hatten.

Technik und Untersuchungsmaterial.

Da die Endausbreitungen des atrio-ventricularen Bündels — die Purkinjeschen Fäden — bei den Hufgängern so weit mehr ausgesprochen sind als bei den übrigen Säugetieren, nahmen wir als Versuchsmaterial zuerst Herzen vom Schaf und Kalb; später haben wir unsere Injektionsversuche bis auf andere Tiere der Hufgängergruppe ausgestreckt, wie Pferd, Ochsen, Ziege, Schwein, sowie auf Hund und Menschen. Im ganzen beziehen sich unsere Untersuchungen auf 101 Herzen, von denen 3 vom Pferd, 1 vom Ochsen, 19 vom Kalb, 50 vom Schaf, 4 von der Ziege, 4 vom Schwein, 12 vom Hund und 8 vom Menschen herrührten.



Fig. 3.

Aagaard und Hall, Über Injektionen des „Reizleitungssystems“ und der Lymphgefässe des Säugetierherzens.



Fig 4.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Die Mehrzahl der Herzen wurden am Endocard injiziert und nachher sowohl makro- als mikroskopischer Untersuchung unterworfen.

Wir haben für die Injektion das von Aagaard (1) in seinen Untersuchungen über die Lymphgefässe der Zunge etc. angegebene Apparat für Injektion unter konstantem Druck angewandt. Als Injektionsmasse wurde als Regel Gerotas Berlinerblauemulsion (die Ölfarbe in Äther-Terpentin) benutzt; in einzelnen Fällen haben wir ausserdem Injektion mit Tusch und Quecksilber versucht. Die Einspritzung wurde mittels einer fein ausgezogenen Glaskanüle vorgenommen, und der angewandte Druck, der gewissermassen von der Feinheit der Kanüle abhang, schwankte als Regel von ca. 10—15 cm Hg-Druck. Die Herzen rührten teils von ganz frisch geschlachteten Tieren her, an denen die Injektion vorgenommen werden konnte, ehe das Herz abgekühlt und Rigor eingetreten war, — und teils von Tieren, die am Tage voraus geschlachtet waren. Das beste Resultat gaben Injektionen, die entweder an ganz frischen Herzen oder an Herzen, wo Rigor schon wieder verschwunden war, angestellt wurden. Die am Schaf, Ochsen und Kalb vorgenommenen Injektionen gaben im ganzen ein gleiches Resultat in bezug sowohl auf den Umfang als auf den Verlauf der Injektion, weshalb wir den Befund bei diesen Tieren auf einmal besprechen werden.

Falls — wie es sowohl nach den histologischen Untersuchungen, als auch nach dem Resultat der früher angestellten Injektionsversuche zu erwarten wäre — tatsächlich eine geschlossene Bindegewebescheide um die spezifischen Muskelelemente des His-Tawaraschen Bündel vorhanden sei, wäre es zweckmässig, durch Einstich in den atrio-ventricularen Knoten selbst den rechten und linken Hauptstamm, sowie die subendocardialen Zweige der beiden Ventrikeln zu injizieren. Bei unseren ersten Versuchen führten wir demnach die feine

Glaskanüle durch das Endocard des rechten Atrium an der dem Vorkammerteil des Atrioventricularknotens entsprechenden Stelle hindurch. Obgleich man allerdings wegen der relativ tiefen Lagerung des Knotens hier ausserstande war, mit dem Auge den Spitz der Kanüle zu verfolgen, so wäre es doch vielleicht möglich eine Perforation von einer der Bindegewebescheiden zu erzielen, wenn man die Kanüle hin und her bewegte, so dass sich auf diese Weise die Injektionsmasse innerhalb der genannten Scheide verbreiten würde. Es verbreitete sich indessen immer schnell die Injektionsmasse als ein diffuses Extravasat in den oberen Schichten des Myocards oder unter dem Endocard, das somit wie eine Bulla emporgehoben wurde, — aber es gelang nie trotz wiederholtes Versuchen die Berlinerblaumasse in die ventricularen Fortsetzungen des Knotens hineinzutreiben. Als Injektionsstellen blieben uns dann nur übrig: teils die Hauptcrura des Bündels im rechten und linken Ventrikel, teils willkürliche Punkte an den peripheren Verzweigungen der Purkinjeschen Fäden unter dem Endocard in beiden Ventrikeln. An den beiden zuletzt genannten Stellen hat man den Vorteil, dass man schon in nichtinjiziertem Zustand mehr oder weniger deutlich die grösseren Purkinjeschen Fäden beobachten kann, und demnach imstande ist, den Kanülenspitz direkt gegen die Stelle zu richten, wo man die Injektion vorzunehmen wünscht. Es stellte sich nun heraus, dass, wenn auch dies oft mit gewissen Schwierigkeiten verbunden war, es uns gelingen konnte, von dem Hauptstamm wie von den Endausbreitungen aus — oder wenn man will ante- und retrograd — grössere oder kleinere Strecken des Purkinjeschen Netzes zu injizieren.

Wie es immer bei Injektionen der Fall ist, zeigten sich diese Versuche ausserordentlich launenhaft, indem mitunter durch einen einzigen oder einige wenige Einstiche das ganze Purkinjesche Muskelnetz injiziert wurde, während in anderen Fällen wiederholte Einstiche versucht wurden, ohne dass sich

die Injektionsmasse in das Netz hineintreiben liess. Wenn Injektion des Muskelnetzes fehlschlug, konnte entweder ein grösseres oder kleineres Extravasat unter dem Endocard entstehen, oder es wurde ein Netzwerk von ganz anderem Aussehen und Umfang wie das Purkinjesche Netz injiziert. Diese neuen Netze, die, wie es übrigens bei sorgfältiger Durchmusterung der Präparate von injizierten Purkinjeschen Netzen festgestellt wurde, auch gleichzeitig mit den letzteren injiziert waren, stellten sich bei näherer Untersuchung als endocardiale Lymphgefässe aus, wie im folgenden näher besprochen werden soll.

Inwieweit die Injektion das Muskelnetz oder die endocardialen Lymphgefässe traf, hing gewöhnlich von reinen Zufälligkeiten ab, indem oft — trotz unserer Bestrebungen, den Purkinjeschen Faden mit der Kanüle zu treffen, entweder ein Extravasat gebildet wurde oder ein Lymphgefässnetz injiziert wurde. Was die günstigsten Einstichstellen für die Injektion des Muskelnetzes betrifft, finden sich dieselben — unserer Erfahrung nach — in den mehr peripheren Teilen des Netzes, und zwar besonders in der Mitte oder Basis eines Papillarmuskels, es ist uns indessen auch ein einzelnes Mal gelungen, eine beträchtliche Injektion des Netzes durch Einstich in den Hauptstamm des linken Crus, wo derselbe unter dem Endocard am Septum des Ventrikel hervorkommt, zu erreichen. Ferner müssen wir, wie Lhamon, bemerken, dass im ganzen die Injektion des Muskelnetzes bedeutend leichter im linken als im rechten Ventrikel gelingt, obgleich wir auch in einzelnen Präparaten eine etwas komplette Injektion in der rechten Seite erzielt haben.

Beschreibung der Injektionsresultate.

Da die Injektionen beim Kalb, Schaf und Ochsen einigermassen gleiche Resultate geben, werden wir uns begnügen,

von einer in vollem Umfang gelungenen Injektion an einem Schafherzen einen näheren Bericht zu erstatten.

Schafherzen Nr. 9: Erster Einstich ungefähr der Mitte des vorderen grossen Papillarmuskels im 1. Ventrikel entsprechend. Es gelingt sofort, die Kanüle in die einen Purkinjeschen Faden umgebende Scheide einzuführen, und die Injektionsmasse breitet sich von hier aus beinahe momentan in ein ziemlich feines Netzwerk aus, das den Papillarmuskel umspannt; ungefähr einen guten Zentimeter von der oberen Spitze derselben endet das Muskelnetz mit einer scharfen aufwärts concaven Linie. Von dem Papillarmuskel aus verpflanzt sich die Injektion bis auf die Ventrikelwand hinaus, teils abwärts gegen Apex hin, teils aufwärts in der Richtung von Basis ganz bis unter die Mitralklappen hinauf. An beiden Stellen bildet sich ein feines stark anastomosierendes Netzwerk; in Apex laufen die Maschen zum Teil in dem Endocard der Ventrikelwand, in dem „cavernösen" Teil des linken Ventrikels mit dessen längeren oder kürzeren falschen Sehnenfäden zeigt es sich aber, dass dieselben injizierte Muskelfäden enthalten. Während sich die Injektionsmasse auf die beschriebene Weise nach oben, nach unten und nach aussen verbreitet, bildet sich der mediale „Abfluss" von einem oder zwei Hauptstämmen, die in einer der grösseren falschen Chordae tendineae verlaufen, welche in den hier besprochenen Herzen von der Mitte des Septum ventriculorum bzw. bis an den vorderen und hinteren Papillarmuskel hinausreichen und die Hauptzweige des linken Crus des Atrioventricularbündels enthalten. Von einem Einstich in dem hinteren Papillarmuskel an einer dem ersteren entsprechenden Stelle, füllt sich die Partie hier auf ganz ähnliche Weise. Die mediale Fortsetzung bildet sich gleichfalls von einem grossen injizierten Stamm, der in einem falschen Sehnenfaden bis zur Mitte des Septum zielt. Von hier aus verbreitet sich die Injektion aufwärts am Septum mit mehreren

parallelen gegenseitig anastomosierenden Stämmen, die nach dem Aortaostium hinaufstreben und zusammen ein ca. $^1/_2$ cm breites Bündel bilden, das 1—2 cm abwärts von dem hinteren Aortaklappen unter den concaven Rand eines dem gewöhnlichen Myocardmuskulatur angehörigen Muskelbogen, M. subaorticus genannt, hinein verschwindet. Es lässt sich aber noch an einer kleinen Strecke das blau injizierte Bündel durch die ganz dünne Muskelschicht unterscheiden; dann verschwindet das injizierte linke Crus in die Tiefe hinab. Als die Injektion nach Verlauf von 10 Minuten unterbrochen wurde, damit wir den rechten Ventrikel inspizieren konnten, stellte sich heraus, dass sich die Injektionsmasse vom linken Crus aus bis zum Hauptstamm hinauf verpflanzt hatte, und mit dem letzteren durch Pars membranacea passiert war, und hier eine Injektion des Tawaraschen Knotens selbst verursacht hatte, das hier eben vor der Einmündung des Sinus coronarius schwach bläulich durchschimmert. Von hier aus hat sich dann die Injektionsmasse an der rechten Seite vom Septum ventriculorum weiter nach unten verpflanzt, das rechte Crus des Atrioventricularbündels entlang, und geht mit dem letzteren ins Moderatorband[1]) hinaus, in dem man das injizierte Muskelbündel als einen mässig dicken blauen Streifen im oberen Rand beobachtet. Wo sich das Moderatorband an den vorderen Papillarmuskel anheftet, findet man ferner eine typische Injektion des Purkinjeschen Netzes, allerdings hier nur in einem Umfang von wenigen Zentimeter.

Resumé: Es ist uns an einem Schafherzen gelungen, durch wenige Einstiche im Endocard des linken Ventrikels eine beinahe totale Injektion des Purkinjeschen Netzes zu erzielen. Die Injektion hat sich durch das linke Crus bis zum

[1]) „Moderatorband“ ist die gewöhnliche englische Bezeichnung des groben falschen Sehnenfadens, welcher in Hufgängerherzen das Septum des rechten Ventrikels mit dem vorderen grossen Papillarmuskel verbindet.

Atrioventricularknoten verpflanzt, durch welches man ohne erneuerten Einstich das rechte Crus in seinem ganzen Verlauf durch das Moderatorband injiziert und eine partielle Injektion des Purkinjeschen Netzes im Conusteil des rechten Ventrikels erreicht hat.

Der hier geschilderte Injektionsverlauf ist an der Fig. 1, Taf. 10—11 wiedergegeben, welche das injizierte linke Crus und die Endausbreitungen des Atrioventricularbündels im Ventrikel beim Schaf Nr. 28 darstellt. Das Verhältnis stimmt — was den linken Ventrikel betrifft — ganz mit der schon gegebenen Beschreibung von dem Verlaufe der Injektion am Schafherzen Nr. 9 überein; wenn wir es bevorzugt haben, den letztgenannten zu wiedergeben, beruht es darauf, dass das Schafherz Nr. 28 wegen eines mehr zweckmässigen Aufschneidens und einer mehr detaillierten Injektion von dem Hauptstamm des linken Crus, für eine Reproduktion besser geeignet war.

In dem hier besprochenen Schafherzen (Nr. 9) wurden keine ferneren Versuche angestellt, um durch direkten Einstich in das Endocard des rechten Ventrikels die Endausbreitungen des Atrioventricularbündels hier zu injizieren. Wie schon oben erwähnt, lassen sich dieselben viel leichter im linken als im rechten Ventrikel injizieren, was gewissermassen seinen Grund darin haben mag, dass die Purkinjeschen Fäden des rechten Ventrikels weit dünner sind als diejenigen des linken.

Es ist uns indessen in mehreren Herzen der genannten Tiere gelungen, eine mehr oder weniger totale Injektion zu erzielen, am schönsten gelang es an einem Kuhherzen, von dem wir eine nähere Beschreibung geben werden.

Kuhherz Nr. 1 (Fig. 2, Taf. 10—11). Die Injektion von dem Muskelnetz des linken Ventrikels hatte einen ganz ähnlichen Verlauf wie die am Schafherzen Nr. 9 angestellte (siehe oben). Durch einige wenige Einstiche in die peripheren Verzweigungen

der Purkinjeschen Fäden, besonders in den zwei grossen Papillarmuskeln, gelang es, eine totale Injektion von den Endausbreitungen und vom linken Crus des Atrioventricularbündels dieses Ventrikels zu erhalten. Als nach einiger Zeit die rechte Seite des Herzens inspiziert wurde, zeigte sich unmittelbar vor der Einmündung des Sinus venosus der Tawarasche Knoten von der linken Seite aus injiziert, und die blaue Injektionsmasse hatte sich nun als ein 1—2 mm breites distinktes Band, dem Verlauf des rechten Crus entsprechend, weiter unten verbreitet. Die Injektionsmasse reichte ferner eine kleine Strecke ins Moderatorband hinaus, aber trotz der relativ lange dauernden Injektion im linken Ventrikel war sie nicht in die peripheren Verzweigungen an der rechten Ventrikelwand — das Purkinjesche Netz — hinausgedrungen.

Es wurde deshalb direkter Einstich in das Endocard im rechten Ventrikel vorgenommen, und während es sonst die Regel ist, dass nur eine beschränkte Partie des Netzes injiziert wird, gelang es hier durch wenige (4—5) Einstiche in die peripheren Verzweigungen beinahe das ganze Purkinjesche Netz im rechten Ventrikel zu injizieren (Fig. 3, Taf. 12—13).

Sowohl der makroskopische Verlauf als auch die feinere Morphologie der Endausbreitungen unterscheidet sich auf wesentlichen Pünkten von den Befunden im linken Ventrikel. Der Hauptstamm des rechten Crus verläuft wie genannt an dem Septum entlang und in das Moderatorband hinaus; wo sich dasselbe an die Vorderwand im rechten Ventrikel inseriert, ungefähr an der Wurzel des vorderen grossen Papillarmuskels, teilt sich das Bündel in 2 Hauptabschnitte. Einer derselben bildet ein dichtes reich anastomosierendes Plexus, gerade aufwärts von dem Papillarmuskel im Anfang des Conusteils gelagert. Diesem Plexus entspringen kräftige längsverlaufende Stämme an den Trabeculae carneae entlang und gegen das Pulmonalostium

hinaufstrebend. Zwischen den längsverlaufenden Stämmen bildet sich im unteren Teil des Conus ein grobes anastomosierendes Maschenwerk, das immer dichter wird, je nachdem man im Conus höher hinaufdringt, so dass die Wand des Myocards im oberen Teil des Conus stellenweise von dem dichten injizierten Purkinjeschen Netze beinahe ganz überschattet wird. Zirka $1^1/_2$ cm abwärts von dem Pulmonalostium hört die Injektion mit einer ziemlich scharfen Grenze auf, es reichen jedoch einzelne injizierte Fäden isoliert gegen das Ostium hinauf. — Der zweite Abschnitt des Bündels versorgt erst den Rest der Vorderwand abwärts von der Papillarmuskel und bildet hier ein anastomosierendes Netz von ähnlichen Fäden wie das Netz im linken Ventrikel. Die Injektion breitet sich dann über dem Boden des rechten Ventrikels bis auf Septum hinauf und versorgt teils den grossen septalen Papillarmuskel, teils die ganze septale Wand des rechten Ventrikels bis unter den septalen Gipfel des Tricuspidals hinauf. Das Netz der Papillarmuskel hat eine ähnliche Ausbreitung wie dasjenige des linken Ventrikels. Der Gipfel des Papillarmuskels ist nicht injiziert, das Netz endet mit einer ziemlich scharfen nach oben concaven Linie in einer Entfernung von ca. 1 cm von der Spitze.

Es sei weiter hervorgehoben, dass wir niemals Zweige beobachtet haben, die von dem Hauptstamm des rechten Crus nach dem septalen Papillarmuskel oder dem übrigen Teil des Septum dahingezogen, ehe das Crus in das Moderatorband eintritt. Wie schon aus dem oben beschriebenen hervorgeht, wird Septum durch die „zurücklaufenden" Zweige versorgt. Der Verlauf der ventricularen Endausbreitungen des Atrioventricularbündels ist wohl im grossen und ganzen einigermassen gleich in den beiden Ventrikeln, indem sich die Papillarmuskeln früher als Apex und Basis injizieren lassen. Es findet sich aber ein wesentlicher Unterschied des Verlaufes in den beiden

Ventrikeln, und zwar derjenige, dass — wie schon erwähnt — der grosse septale Papillarmuskel des rechten Ventrikels nicht wie der entsprechende des linken Ventrikels direkt vom Hauptstamm aus (rechtes Crus) durch einen falschen Sehnenfaden injiziert wird, sondern erst gleichzeitig mit dem übrigen Teil des Septum durch die Zweige, die von dem um den vorderen Papillarmuskel gelagerte Netz über dem Boden des Ventrikels zurücklaufen.

Es stimmt also, wie schon oben besprochen, mit unseren Resultaten nicht überein, dass Cohn einen besonderen Hauptzweig des septalen Papillarmuskels beschreibt, welcher dem rechten Crus entspringt, ehe sich dasselbe in das Moderatorband hinauszieht; wir haben im Gegenteil immer in unseren Injektionen gesehen, dass die Injektionsmasse direkt in das Moderatorband hinausgeht, und erst an der Insertion desselben an die Wand des Conusteils an der Basis des vorderen Papillarmuskels in die Endausbreitungen weiter hinauszieht.

Der hier beschriebene Verlauf stimmt auch mit Tawaras Darstellung vom Verlaufe des Atrioventricularbündels völlig überein, die er auf seinen histologischen Untersuchungen basiert hat.

Die gröbere Morphologie des injizierten Purkinjeschen Netzes lässt sich selbstredend ohne weiter auf dem injizierten Netze studieren. Wenn die Injektion gut gelungen ist, präsentiert sich das Netz mit einer tiefen blauen Farbe, die gegen die gelbbraune Muskulatur sich scharf abhebt. Wenn man das Endocard mit Glycerin durchfeuchtet und es auf diese Weise aufhellt, tritt das Netz noch deutlicher hervor.

Um die morphologischen Verschiedenheiten des Purkinjeschen Netzes zu beleuchten, werden zwei injizierte Herzen von Kalb bzw. Schaf wiedergegeben.

Fig. 4, Taf. 12—13 stellt das injizierte Purkinjesche Netz des linken Ventrikels beim Kalb Nr. 3 dar. Die Photo-

graphie zeigt sowohl am Papillarmuskel als auch am Septum die kolossale Dichtheit des Purkinjeschen Netzes. Ferner bemerkt man die injizierten falschen Sehnenfäden, die von den beiden Papillarmuskeln nach Septum hinüberziehen. Um das linke Crus hat sich ein Extravasat gebildet, und zwar dadurch, dass man bei dem hier vorgenommenen Einstich nicht gleich eine Bindegewebescheide getroffen hat.

Fig. 5, Taf. 16—17 stellt das injizierte Purkinjesche Netz an dem vorderen Papillarmuskel des linken Ventrikels beim Schafe Nr. 27 dar. Im Gegensatz zu den früher abgebildeten Herzen, aus denen nur einzelne grössere Sehnenfäden dem Papillarmuskel zulaufen, hat sich hier an der Oberfläche ein prominierendes weitmaschiges Netz von falschen Sehnenfäden gebildet, von denen alle injizierte Purkinjesche Fäden enthalten. Am Boden der Maschenräume sieht man das feine injizierte Netzwerk von Purkinjeschen Fäden an der Oberfläche des Papillarmuskels.

Um nun die feinere Morphologie, sowie die näheren histologischen Einzelheiten zu studieren, wurden grössere und kleinere Stücke, Purkinjesche Fäden enthaltend, dem Endocard und den oberen Schichten des Myocards abpräpariert, auf Kork ausgebreitet, entwässert, in Xylol aufgehellt und in Damarharpix eingebettet; auch wurden zahlreiche Proben von dem Knoten und den Hauptstämmen, sowie von den Endausbreitungen genommen und an Schnitten untersucht, besonders mit Hinblick auf das Studium von der Beziehung der Injektionsmasse zu den Bindegewebescheiden beim Übergang der Purkinjeschen Fäden in die gewöhnliche Myocardmuskulatur.

Rücksichtlich der gröberen Struktur des Purkinjeschen Netzes fanden wir, dass sie im grossen und ganzen ziemlich gleichartig und von sehr typischem Gepräge ist. Die Fäden bilden ein Netz- oder Maschenwerk, deren einzelne

Maschen etwas an Grösse variieren können und dennoch, wenn die Injektion so vollkommen gewesen ist, dass nicht nur die groben, sondern auch die feinen und dünnen Fäden gefüllt sind, nur einen Diameter von einem oder wenigen Millimeter aufweisen. Die Form der Maschen hängt gewissermassen von dem Grad der Injektion ab; bei schwacher Injektion erscheinen sie als deutlich polygonale Figuren, bald als regelmässige Fünf- oder Sechsecken, bald als mehr oder weniger ausgezogene rhombus- oder parallelogrammähnliche Figuren. Wenn das Netz mit Injektionsmasse stärker gefüllt ist, haben die Maschen — wenigstens für eine oberflächliche Betrachtung — ein weit mehr rundartiges Aussehen. Dieses von dem Injektionsgrad abhängige Wechseln in der Morphologie des Purkinjeschen Netzes tritt noch deutlicher hervor, wenn für die Injektion Quecksilber benutzt wird, worauf wir unten zurückkommen werden.

Die Maschen des Netzes entstehen dadurch, dass sich die einzelnen Fäden teilen und gegenseitig anastomosieren; es bilden sich hierdurch an vielen Stellen, wo die Maschen auseinander- oder zusammenlaufen, sternenförmige Knotenfiguren, die dem ganzen Netze ein eigenartiges steifes Gepräge verleihen. Wo die injizierten Purkinjeschen Fäden von den Papillarmuskeln durch die falschen Sehnenfäden bis zum Septum hinüberziehen, bilden sie ein ausserordentlich dichtes, von polygonalen Maschen bestehendes Netzwerk. Die Faden des Geflechtes setzen sich mit längsverlaufenden gegenseitig anastomosierenden parallelen Stämmen auf Septum hinauf fort und bilden hier das linke Crus. Dieses Verhältnis ist an der Textfig. 1 deutlich wiedergegeben, welche ein ca. 3 mal vergrössertes Detailbild der Fig. 1, Taf. 10—11 (Schafherz Nr. 28) ist.

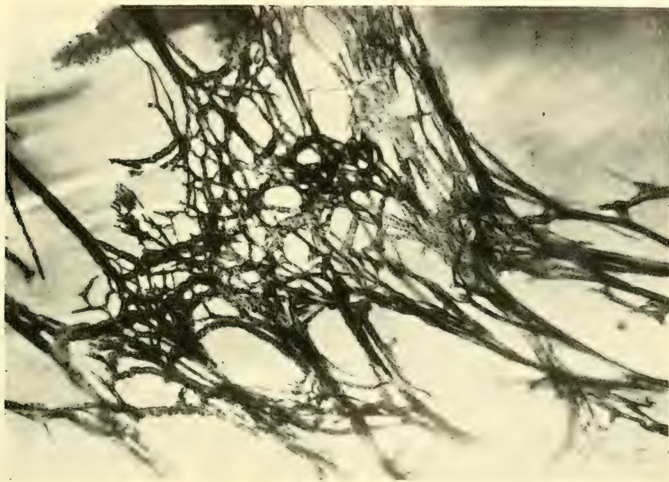
Die folgenden Mikrophotographien von dem injizierten Netze geben einen einigermassen vollständigen Eindruck von den oben beschriebenen morphologischen Eigentümlichkeiten.



Textfigur 1.
Injizierter linker Crus des Atrioventricularbündels im Schafherz. Schaf Nr. 28.
Siehe übrigens den Text.

Die Bilder sind direkt nach abpräparierten Stückchen vom Endocard eines Schafherzens hergestellt.

Textfig. 2 (Schaf Nr. 23, Vergr. ca. 10 fach) stellt ein Stück des Muskelnetzes am Gipfel des vorderen grossen Papillarmuskels im linken Ventrikel dar. Die nach aussen concave Linie,

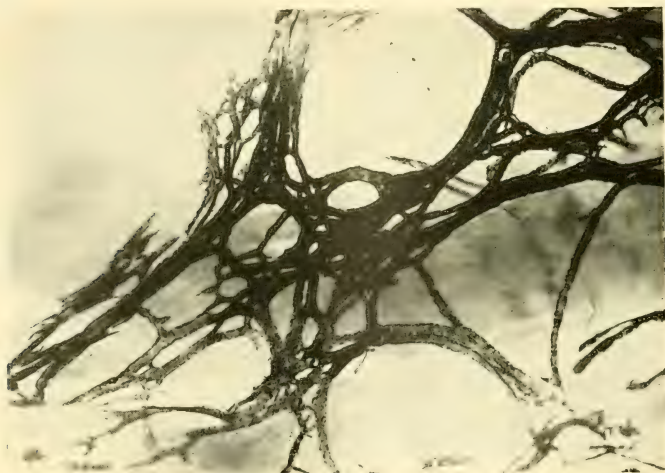


Textfigur 2.
Flächenpräparat des injizierten Purkinjenetzes. Vorderer Papillarmuskel des linken Ventrikels (Schafherz Nr. 23). Mikrophotogramm. Vergrösserung ca. 10 fach.

die nach oben und rechts in der Figur vom Netze gebildet wird, ist die obere Grenze des Netzes, die an den injizierten Präparaten fast immer mit einer relativ scharfen Linie etwas abwärts von dem Spitz des Papillarmuskels endet. Gerade unter dieser Grenze bildet das Netz ein kolossales dichtes Maschenwerk, von dessen Reichhaltigkeit keine andere Technik einen so grossartigen Eindruck geben dürfte. Die steifen polygonalen Maschen-

räume treten hier deutlich hervor und geben der Zeichnung ein feines spitzenähnliches Gepräge.

Textfig. 3 (Schaf Nr. 21, Vergr. ca. 10 fach). Partie von dem Gipfel des vorderen Papillarmuskel des linken Ventrikel. Links oben sieht man die obere Grenze des Netzes. Im Gegensatz zu Textfig. 2 findet sich hier eine Partie, wo bei derselben

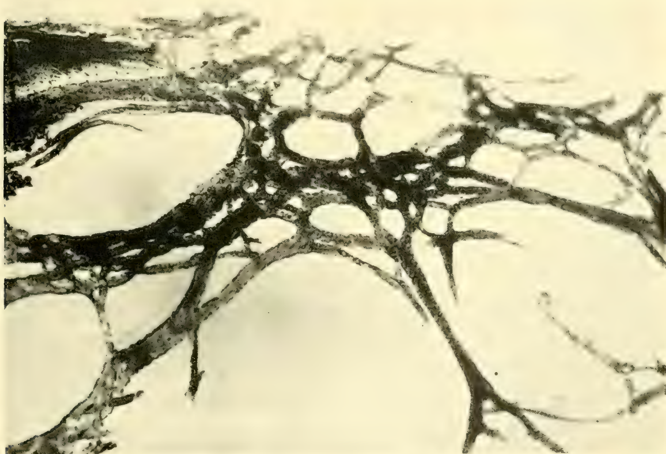


Textfigur 3.
Flächenpräparat des injizierten Purkinjenetzes. Vorderer Papillarmuskel des linken Ventrikels (Schafherz Nr. 21). Mikrophotogramm. Vergr. ca. 10 fach.

Vergrösserung die Maschenräume weit grösser sind. Ferner sieht man, wie die Wände dieser Räume oft von 2—3 dicht parallel verlaufenden Purkinjeschen Fäden gebildet werden, die sich schnell wieder aufschlitzen, um mit anderen Fäden neue Maschenräume zu bilden.

Textfig. 4 (Schaf Nr. 22, Vergr. ca. 15 fach). Die dem Papillarmuskel im linken Ventrikel entnommene Partie gibt

an mehreren Stellen instruktive Bilder teils von der Lagerung des Netzes in mehreren Plänen, teils von den im Myocard in die Tiefe suchenden Fäden. Was die letzteren Fäden betrifft, sei nur bemerkt, dass wir an Schnitten durch das Myocard sowohl am unteren Teil von Septum als auch an den äusseren Wänden der Ventrikel beobachtet haben, dass die injizierten Purkinje-



Textfigur 4.
Flächenpräparat des injizierten Purkinjenetzes. Linker Ventrikel (Schafherz Nr. 22). Mikrophotogramm. Vergrösserung 20 fach.

schen Netze — wie von Lhamon abgebildet (Fig. 2 in seiner Abhandlung) (12) — den grössten Teil der Ventrikelwand bis zu wenigen Millimeter von der Oberfläche des Pericards durchziehen; dagegen haben wir nie injizierte Purkinjesche Fäden unter dem Pericard gesehen.

Nachdem wir durch eine grosse Reihe von Injektionsversuchen (im ganzen ca. 60 Schaf-, Lamm-, Kalb- und Ochsen-

herzen) die hier beschriebenen Befunde festgestellt hatten, versuchten wir Injektionen an anderen Säugetierherzen; es zeigte sich dann, dass sich Injektion des Purkinjeschen Netzes auch beim Pferd und bei der Ziege anstellen liess. Sowohl in makro- als in mikroskopischer Beziehung zeigten sich die Einzelheiten übereinstimmend mit den bei den übrigen Hufgängern vorgefundenen, weshalb wir keine nähere Beschreibung geben sollen. In den 4 Schweineherzen gelang es uns dagegen nicht eine Injektion des spezifischen Muskelsystems durchzuführen, was aber sicher auf Zufälligkeiten beruhen muss, da sich doch die Bindegewebescheiden des Schweins auf ganz ähnliche Weise wie bei den übrigen Hufgängern verhalten.

Es gelang uns aber in keinem Fall das Muskelsystem beim Menschen und beim Hunde (8 Menschen- und 12 Hundeherzen) zu injizieren. Die Injektion wurde sowohl an Herzen neugeborener Kinder und junger Hunde, als auch an Herzen von erwachsenen Individuen vorgenommen, es blieb aber das Resultat, entweder dass sich mehr oder weniger diffuse Extravasate bildeten, oder dass endocardiale Lymphgefässe injiziert wurden. An den injizierten Menschenherzen füllte sich ziemlich häufig ein Netzwerk im Endocard, das schon bei der makroskopischen Betrachtung als Blutgefässe gedeutet werden musste und auch als solche bei der mikroskopischen Untersuchung festgestellt wurde. Unbestreitbare Lymphgefässe haben wir nur 2 mal, und zwar an sehr beschränkten Partien gesehen, Muskelnetze dahingegen niemals.

Was die näheren histologischen Befunde der Bindegewebescheiden betrifft, sei nur angeführt, dass wir in allen Hauptzügen die Darstellung von Tawara bestätigen können, sowohl in bezug auf den Knoten als auch auf den Hauptstamm und die Endausbreitungen.



Fig. 6.

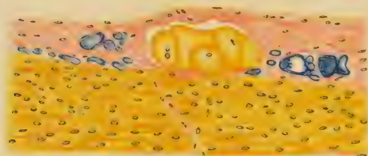


Fig. 12.

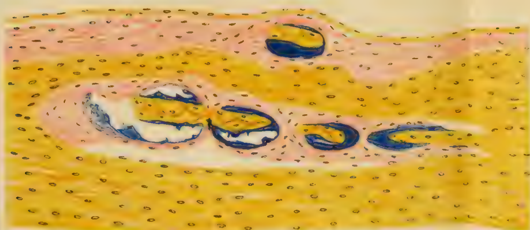


Fig. 7.

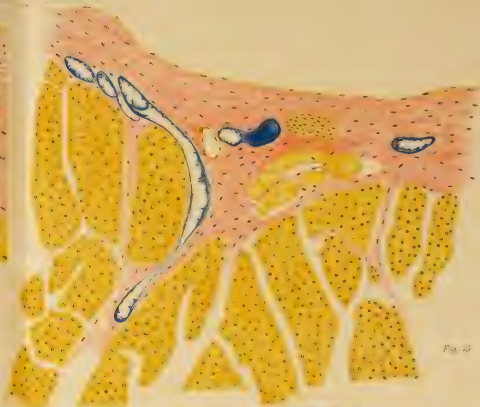


Fig. 5.



Fig. 8.

Aagaard Hall del.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Ein einzelner Punkt hat besonders unsere Aufmerksamkeit in Anspruch genommen, nämlich, die von Tawara und früheren Untersuchern vertretene Anschauung, dass Gefässe und Capillare nicht in dem einzelnen Purkinjeschen Faden, sondern nur in dem umgebenden lockeren Bindegewebe vorzufinden seien. Bei Durchmusterung unserer Präparate fanden wir ziemlich oft, dass selbst wo die Bindegewebescheide von der Farbmasse stark aufgetrieben war, sie doch an einer einzelnen Stelle mit dem innerhalb gelagerten Purkinjeschen Faden in Verbindung zu stehen schien. Wir stellten darum an einigen Kalbherzen Blutgefässinjektion mit Karmingelatine an, und an Schnittserien vom Endocard dieser Herzen gelang es uns nun sehr leicht nachzuweisen, dass ziemlich häufig an einer einzelnen Stelle von der dem Purkinjeschen Faden umgebenden Bindegewebescheide ein kleiner Gefässzweig abgeht — wie in einem Gekröse — und in den Faden selbst hineinreicht, wo er an einer kleinen Strecke unter den Zellen zu spüren ist.

Die von Renaut (16) gehegte Anschauung, dass die Bindegewebescheiden im Endocard nicht wie die fibrösen Scheiden der Nerven eine zusammenhängende Membran bilden, wird selbstredend allein dadurch widerlegt, dass es gelingt, die Scheide als ein abgeschlossenes System zu injizieren. Wir müssen im Gegenteil die grosse Ähnlichkeit der das Muskelsystem umgebenden Bindegewebescheiden am Herzen mit den Nervenscheiden im Plexus Auerbachii am Darm besonders stark hervorheben; die letzteren lassen sich — wie es von Gerota (8) nachgewiesen worden ist — und wie auch wir beobachtet haben — sehr schön auf ähnliche Weise wie das Purkinjesche Netz injizieren.

An Schnitten von den injizierten Bindegewebescheiden findet man den Raum zwischen dem Purkinjeschen Faden und der Scheide von der Färbemasse und den Ätherdämpfen

mehr oder weniger stark aufgetrieben. Die Farbflüssigkeit wird niemals in die Umgebungen hinaus diffundieren. Die Injektionsmasse schmiegt sich immer den Purkinjeschen Faden dicht an, der auf der dem „Lumen“ zugekehrten Seite nie von einer Endothelschicht bekleidet ist. Auch an der inneren Seite der Bindegewebescheide lässt sich weder mittels der gewöhnlichen histologischen Untersuchungsmethoden, noch durch Silberpräparation eine zusammenhängende Endothelschicht nachweisen. Bei der letzteren Methode gelang es nur, die Zellgrenzen zwischen den einzelnen Purkinjeschen Zellen zu schwärzen.

Schliesslich haben wir das Verhalten der injizierten Bindegewebescheiden am Übergang der Purkinjeschen Faden zur gewöhnlichen myocardialen Muskulatur besonders untersucht. Es wäre nämlich zu erwarten, dass an einer Stelle wo die Bindegewebescheide aufhört und sich in das weit feinere und mehr lockere Perimysium fortsetzt, die Injektionsmasse eine Bildung von grossen Extravasaten im Myocard verursachen würde. Dies ist aber nicht der Fall. Zwei der Zeichnungen an der Tafel — zeigen den gewöhnlichen Befund an der Übergangsstelle. Die Fig. 6, Taf. 14—15 zeigt den Übergang eines Purkinjeschen Fadens in einen gewöhnlichen Muskelfaden unter dem Endocard am Ziegeherzen (Nr. 4, Vergr. ca. 300 fach). Man sieht, wie die Injektionsmasse die Scheide dilatiert hat, aber genau an der Stelle, wo der Übergang stattfindet, hört die Injektion auf, und es werden nirgends zwischen den Muskelfäden des Myocards Extravasate von Farbflüssigkeit beobachtet.

Fig. 7, Taf. 14—15 stellt den Übergang eines im Myocard gelagerten Purkinjeschen Faden an einem Schafherzen Nr. 7, Vergr. 110 fach, dar. Die Zeichnung zeigt 3 Schnittflächen von einem und demselben Purkinjeschen Faden und dessen injizierter Scheide. Im Gegensatz zu der vorigen Abbildung hat sich die Injektionsmasse hier an einer kleinen Strecke

aufwärts um den Muskelfaden verbreitet, in den der Purkinjesche Faden übergeht, aber auch nicht hier finden sich grössere Extravasate.

Die hier beschriebenen Befunde haben wir an zahlreichen unserer histologischen Präparate feststellen können. Es scheint also, als ob eine stärkere Anheftung oder Umschliessung der Bindegewebescheide vorhanden sei an der Stelle, wo dieselbe ins Perimysium übergeht; es gelang uns aber weder an injizierten noch an nichtinjizierten Präparaten irgend welche Verdickung oder Veränderung der Scheide nachzuweisen, die eine Unterbrechung der Injektion an dieser Stelle bedingt haben könnte.

Endlich zeigt die Fig. 8, Taf. 14—15 Injektion von dem Moderatorband beim Kalbe (Nr. 5, Vergr. 60 fach). Das Moderatorband enthält bei diesem Tiere nur spezifische Muskulatur, keine gewöhnlichen Muskelfäden. Man sieht oben die injizierte Bindegewebsscheide, unten die grosse Arterie und links oben ein Nervenbündel.

Das Material haben wir auch zur Lösung der Frage benutzt: inwieweit man auf injektorischem Wege neue Verbindungsbahnen — und zwar speziell solche wie die von Thorel beschriebenen und von den meisten übrigen Verfassern sonst verleugneten Verbindungssysteme — zwischen dem Atrioventricularbündel und dem Sinusknoten am Herzen finden könnte.

In Herzen, wo Tawarasche Knoten injiziert gewesen ind, haben wir dann durch Dissektion nach neuen Verbindungsbahnen gesucht, oder mikroskopische Untersuchung des Sinusknotens vorgenommen, es ist uns aber nie möglich gewesen, Injektionsmasse weder in dem Sinusknoten noch im Umfange desselben nachzuweisen. Es sei ferner nur angeführt, dass wir mitunter auch den Sinusknoten selbst zu injizieren versucht haben, aber nur Extravasate wurden gebildet.

In bezug auf die von Curran beschriebene „Bursa“ um das His-Bündel, müssen wir wie Lhamon die Existenz einer solchen verneinen. Currans Bursa, die — soweit es aus der Beschreibung hervorgeht — ein Bindegewebespatium zwischen dem Atrioventricularbündel in toto und den Umgebungen sein sollte, würde — wenn dies der Fall sei — überhaupt nie mit den Bindegewebescheiden der Endausbreitungen kommunizieren können. Viel wahrscheinlicher scheint es nun, dass Curran mit seiner „blow-pipe“ eine der speziellen Bindegewebescheiden der einzelnen Fäden im Hisschen Bündel getroffen und durch dieselbe die peripheren Endausbreitungen injiziert hat. Dagegen wird die Behauptung von Lhamon, dass in dem Raum zwischen der Scheide und den Muskelfäden keine Flüssigkeit vorhanden sei, entschieden nicht in allen Fällen Stich halten können. In unseren Injektionen haben wir sehr häufig gesehen, dass sich vor der Berlinerblauemulsion eine Flüssigkeit bewegte, die wir bei streichender Berührung über das Endocard in Bewegung setzen konnten. (Im Conusteil am rechten Herzen von Kuh Nr. 1 und Kalb Nr. 10 besonders ausgesprochen.)

Wir werden uns nicht in Hypothesen über den Zweck und die Funktion der hier besprochenen Bindegewebescheiden des Atrioventricularbündels vertiefen, können aber diesen Abschnitt unserer Arbeit nicht verlassen, ohne der Tawaraschen Hypothese von der physiologischen Funktion des Bündels zu gedenken. Er schreibt (20): „Dieser Aufbau (des Reizleitungssystems) entspricht durchaus dem Aufbau der anderen röhrenförmigen oder soliden mit Wurzel und Verzweigungsgebieten versehenen Systemen des tierischen Körpers, nämlich dem Respirationssystem, dem Blutgefässsystem oder dem Nervensystem.“

Es scheint uns, dass die hier geschilderten Injektionsversuche die Selbständigkeit des His-Tawaraschen Bündels

als ein geschlossenes System nach Tawaras Auffassung — auf die eklatanteste Weise demonstrierten.

II.

Es seien jetzt unsere Untersuchungen über die Lymphgefässe des Endocards der Herzventrikel als Vergleich hier ganz kurz mitgeteilt. Auf die genannten Untersuchungen wurden wir einfach dadurch eingeführt, dass sich oft bei Injektion von dem Endocard nicht nur das grobe Netz anfüllte, das wir bei makro- und mikroskopischer Untersuchung als das Purkinjesche Netz erkannten, sondern auch — wie bereits oben S. 373 besprochen — ganz feine Netze, die ein ganz abweichendes Aussehen aufwiesen und entweder allein oder gleichzeitig mit dem Purkinjeschen Netze injiziert wurden. An einigen Stellen ging es aus der Ausbreitungsweise der feineren Netze ganz deutlich hervor, dass es sich entschieden um Venennetze handelte, während an anderen Stellen das Aussehen so zweifelhaft schien, dass sich die Natur der Netze nicht durch Untersuchung mit unbewaffnetem Auge oder Lupe feststellen liess. Nach Abpräparation, Aufhellung und mikroskopischer Untersuchung der betreffenden injizierten Partien stellte sich heraus, dass einige Gebiete nur Venennetze, andere entweder Venen- und Lymphgefässnetze oder nur Lymphgefässnetze enthielten. Die letzteren bestanden aus feinen Lymphcapillaren, grösseren klappenhaltigen Verzweigungen und grossen sammelnden klappenführenden Lymphgefässstämmen.

Aus den grösseren Handbüchern wie Bartels (3, S. 183), Poirier (14, S. 1249) und Testut (21, S. 55) ging hervor, dass die hier enthaltene Darstellung von dem Lymphgefässnetze des Endocards ursprünglich von Sappey herrührte. Beim Durchlesen genannter Darstellung wurde indessen unser Ver-

dacht insofern erregt, dass die von Sappey als Lymphgefässe beschriebenen Bildungen in der Tat injizierte Purkinjesche Netze seien.

Gleichzeitig mit unseren Injektionsversuchen durchsuchten wir jetzt die über die Lymphgefässe des Endocards vorliegende Literatur, von der wir im folgenden eine kurze Übersicht geben werden. Doch werden wir die Lymphgefässe der Chordae tendineae, der Klappen, des Atrioendocards, des Peri- und Myocards, die wir zwar auch untersucht haben, in diesem Zusammenhang ausser Betracht lassen [1]).

Die erste Beschreibung von den Lymphgefässen des Endocards die wir gefunden haben, rührt von Eberth und Belajeff (6) her und findet sich in Virchows Archiv 1866. Eberth und Belajeff stellten Untersuchungen an Herzen von Mensch, Kalb, Ochsen, Schwein, Hammel, Pferd, Kaninchen, Hund und Katze an. Sie benutzten die Einstichsmethode, weil — nach ihrer Angabe — das Endocard keine grösseren mit blossem Auge sichtbaren Lymphgefässe besitzt, und haben mittels einer kleinen für subkutane Injektion anwendbare Spritze eine wässerige Lösung von Berlinerblau oder Karmin, Beals Flüssigkeit oder Silbernitrat eingespritzt. Nachdem das Endocard injiziert und in Alkohol gehärtet war, wurden die injizierten Partien abpräpariert, aufgehellt und unter dem Mikroskope untersucht. Die besten Resultate wurden an Kalb- und Ochsenherzen erzielt, sowohl in bezug auf die Lymphgefässe des Pericards als auch auf diejenigen des Endocards (S. 127), und sie führen S. 128 an, dass „Rücksichtlich des Baues, Reichtums und der Verteilung der Lymphgefässe haben sich weder zwischen den untersuchten Tieren, noch zwischen den einzelnen Teilen des Herzens — den beiden Pericardialblättern und dem Endocard — bemerkenswerte Unterschiede ergeben“.

[1]) Von dem Verhalten der Lymphgefässe der genannten Partien wird eine ausführliche Mitteilung später von Aagaard veröffentlicht werden.

Die Verfasser geben dann von dem Bau und der feineren Verteilung der Lymphgefässe die folgende Darstellung (S. 129): „Die feineren Lymphgefässe der beiden Pericardialblätter und des Endocards bestehen bald aus einem Netz gleichmässig weiter, bis ein Viertel Millimeter breiter Röhren mit schmalen, spaltförmigen Maschen (Fig. 1 a) bald aus engeren 0,01 breiten Schläuchen, die sich an den Vereinigungspunkten oft zu knotigen Anschwellungen, die das ursprüngliche Kaliber um das Zehnfache übertreffen, erweitern (Fig. 1 b).

Manchmal ist die Anordnung der Gefässe unregelmässiger, weite Röhren vereinen sich mit schmalen, stellenweise varicösen zu einem Netz mit unregelmässigen Maschen (Fig. 2). Selten ist dasselbe einfach, sehr häufig und an einzelnen bevorzugten Stellen, welche durch ein mächtigeres Endocard ausgezeichnet sind, so z. B. an den Spitzen der Papillarmuskeln des Kalbes, sind bei gelungener Injektion mehrere Systeme von Lymphröhren zu unterscheiden.“ S. 130: „Die Struktur der geschilderten feineren Lymphgefässe ist durchweg die der Lymphkapillaren.“ An frischen Objekten ist es den Verfassern gelungen, durch einen einzigen Einstich im Endocardium Injektion im Umfang von 2—3 qcm zu erzielen (S. 126).

Es lassen sich die beschriebenen Befunde sehr schön an den Figuren der Verfasser beobachten. An Fig. 1 sieht man das dicke plumpe Lymphcapillarnetz an dem Gipfel eines Papillarmuskels vom Kalb, und an der Fig. 2 ein weitmaschiges Netz von feinen Lymphcapillaren im Endocard des linken Ventrikels vom Kalb.

Wie aus der Beschreibung und den Abbildungen hervorgeht, ist es jetzt ausser allem Zweifel, dass tatsächlich ein Lymphcapillarnetz im Endocard hier — und zwar zum ersten Mal — von Eberth und Belajeff beobachtet worden ist, und nachdem wir die Abbildungen dieser Verfasser mit den unsrigen dem Endocard des Kalbes entstammenden Lymphgefässprä-

paraten verglichen haben, müssen wir die Resultate von Eberth und Belajeff völlig anerkennen.

Doch enthält ihre Darstellung gewisse Eigentümlichkeiten, die wir nicht genehmigen können: sie haben so z. B. keinen Unterschied zwischen dem Lymphgefässnetz des Pericards und demjenigen des Endocards beobachtet, sowie auch nicht zwischen denjenigen der verschiedenen Tiere (siehe oben).



Textfigur 5.

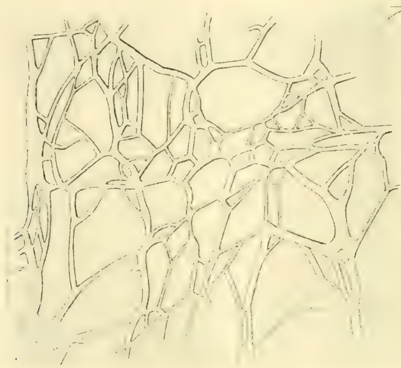
Die Lymphgefässe des Kalbendocards Nr. 11. Das Bild ist direkt nach dem Präparat bei durchfallendem Lichte photographiert. Vergrösserung ca. 10fach.

Es finden sich aber mehrere sehr auffällige Unterschiede nicht nur zwischen den Lymphgefässnetzen des Peri- und Endocards, sondern auch zwischen denjenigen der verschiedenen Tiere. Es ist ferner merkwürdig, dass Eberth und Belajeff weder klappenhaltige Lymphgefässe noch sammelnde und verbindende oder grosse abführende klappenhaltige Stämme gesehen (jedenfalls nicht erwähnt oder abgebildet) haben, obgleich sie eine so schöne und feine Injektion — und zwar

eine so umfangreiche — erreicht haben. Wir werden aber auf dieses Verhältnis hier nicht näher eingehen, sondern uns damit begnügen, eine Übersichtsphotographie von einem unserer Präparate (siehe Textfig. 5) von dem Lymphgefässnetze des Endocards des Kalbes Nr. 11 wiederzugeben. Man sieht hier feine Lymphcapillarnetze, wie sie von Eberth und Belajeff beschrieben wurden, vorzugsweise in den Räumen zwischen den starkprominierenden Muskelbalken gelagert, wo das endocardiale Bindegewebe etwas reichlicher ist; an einigen Stellen bemerkt man, wie dieses Lymphgefässnetz in die Tiefe hinabzieht und sich in das Lymphgefässnetz der Muskulatur fortsetzt, ausserdem werden grössere verbindende und sammelnde Lymphgefässe beobachtet, die in einigermassen schräger Richtung über die grösseren, mehr prominierenden Muskelbündel hinüberziehen. Es lassen sich an diesem Bild bei schwacher Vergrösserung andeutungsweise Klappen beobachten, die jedoch erst bei starker Vergrösserung deutlich hervortreten.

Der interessanteste Punkt der ganzen Abhandlung ist aber der Schlusssatz (S. 130): „Das Netz feiner grauer Fäden im Endocard (Fig. 3), welches der Hauptsache nach aus kurzen Muskelzellen besteht, kann unter Umständen noch zu Täuschungen Veranlassung geben. Sticht man einen solchen Faden an, so gelingt es sehr leicht, auf weite Strecken Luft oder gefärbte Injektionsmasse durch das ganze Netz zu treiben. Dasselbe sieht jetzt täuschend einem injizierten Netz feiner und bis 1 Millimeter starker Gefässe ähnlich. Die einzelnen Fäden sind scharf begrenzt, über die Umgebung erhaben und nirgends finden sich unregelmässigere als Extravasate zu deutende Anhäufungen der Injektionsmasse. Obgleich sich dasselbe von einem gewöhnlichen Lymphgefässnetz durch die mehr eckigen Maschen und den auf kleine Strecken

meistgleichen Durchmesser der einzelnen Fäden charakterisiert, könnte bei oberflächlicher Untersuchung doch eine Verwechselung mit Lymphgefässen geschehen. Von Blutgefässen unterscheidet es sich schon darum leicht, weil sich nie grössere Mengen Blutes darin finden, obgleich es feine Capillaren, welche die kurzen Muskelzellen umspinnen, führt. Häufig wird dieses grobe Netz gleichzeitig mit den Lymphgefässen injiziert. Die



Textfigur 6.
Nach Eberth und Belajeff (s. Text).

Injektion kommt so zustande, dass die bindegewebigen Scheiden, welche die Muskelfaden umgeben, sich mit Injektionsmasse füllen. Höllenstein macht in diesen Scheiden keine besondere Struktur deutlich. Am Kalbsherzen sind diese Verhältnisse am besten zu beobachten."

Der Verfasser fügt dieser Beschreibung die Fig. 3 bei: „Muskelzellennetz aus dem Endocard des Kalbes (nat. Grösse)."

Wegen des grossen Interesses der eben zitierten Beschreibung und angehörigen Abbildung haben wir diese Figur an

Textfig. 6 in etwas vergrössertem Massstabe wiedergegeben. Man erkennt hier leicht das Purkinjesche Netz in schematischer Wiedergabe.

Es ist also ausser jedem Zweifel, dass Eberth und Belajeff die ersten Verfasser sind, die die Möglichkeit einer im grossen Umfange angestellten Injektion des Purkinjeschen Netzes festgestellt haben. Kurz zusammenfassend gestalten sich die Beobachtungen dieser Verfasser: Sie haben 1. typische Lymphgefässnetze im Endocard vorgefunden, und 2. nachgewiesen, dass das Purkinjesche Netz in grossem Umfange und zwar wegen der umgebenden bindegewebigen Scheiden sich injizieren lässt, und 3. angegeben, dass das Purkinjesche Netz in injiziertem Zustande bei oberflächlicher Betrachtung eine Verwechselung mit dem Lymphgefässnetz sehr leicht herbeiführen kann.

Spätere Untersucher, die sich mit der Frage beschäftigt haben, führen alle an, dass Eberth und Belajeff die Lymphgefässe des Endocards nachgewiesen haben; keiner erwähnt aber, dass Eberth und Belajeff die Möglichkeit einer Injektion des Purkinjeschen Netzes, sowie die Möglichkeit einer Verwechselung desselben mit dem Lymphgefässnetz angegeben haben.

Nur ein Verfasser, Wedl (22), welcher 1871 vergebens den Versuch anstellte, die endocardialen Lymphgefässe am Herzen des Pferdes, des Schafes und des Menschen zu injizieren (S. 404), erwähnt ganz flüchtig die von Eberth und Belajeff gegebene Warnung rücksichtlich einer Verwechselung der beiden Netze; er gibt dagegen nicht an, inwieweit es ihm selbst gelungen sei, das Purkinjesche Netz zu injizieren.

Wie schon oben erwähnt rührt die in den Lehrbüchern enthaltene Darstellung von den Lymphgefässen des Endocards von Sappey her, der als Injektionsmittel Quecksilber benutzte. Während Sappey (17) in der ersten Ausgabe seiner

„Manuel d'anatomie descriptive“ 1853, S. 600 beschreibt, wie es ihm — trotz wiederholten Versuchen — nicht gelungen ist, Lymphgefässe im Endocard zu injizieren, gibt er in der dritten Ausgabe des Handbuches (18, 1876) S. 498—499 folgende Darstellung von den endocardialen Lymphgefässen: „Sur les grands mammifères ils sont en effet très manifestes. J'ai pu les injecter sans peine sur l'endocarde du boeuf; et je les ai injectés aussi chez le cheval. En quelques instants j'ai vu l'endocarde des ventricules se couvrir d'un très beau réseau a larges mailles. En les examinant avec plus d'attention, je remarquai qu'ils sont visibles à l'oeil nu, et je les injectai alors en y introduisant directement la pointe de mon tube. Mais j'ai vainemant cherché ces vaisseaux sur les parois des oreillettes.“

Die ausführliche Beschreibung von diesen vermeintlichen endocardialen Lymphgefässen folgt indessen erst in Sappeys grosse Arbeit über die Lymphgefässe aus dem Jahre 1885 (19, S. 105—106).

Sappey schreibt hier (S. 105) von diesen „Vaisseaux lymphatiques de la surface interne des ventricules“ — wie bereits vorher —, dass „ce n'est jusqu'ici que sur le coeur du cheval et sur celui du boeuf, que j'ai réussi à les injecter“, und ferner, dass man um dieselben am besten studieren zu können, am liebsten das Ochsenherz wählen muss, „et surtout au coeur du veau sur lequel ils se prêtent mieux encore aux injections mercurielles.“

Über den Verlauf der Injektion, an einem der Papillarmuskel im linken Ventrikel des Kalbherzens angestellt, heisst es S. 105 „Aussitôt le mercure pénètre dans le réseau qui la recouvre et tantôt alors il se répand dans toute l'étendue de ce réseau et passe même dans celui qui revêt les colonnes charnues du second et du troisième ordre“.

Über den Injektionsverlauf am Pferdeherzen schreibt er S. 106: „Chez le cheval, le réseau lymphatique de l'endocarde ne diffère de celui qu'on observe chez le boeuf que par sa ténuité beaucoup plus grande. Le plus souvent on réussit cependant à l'injecter; mais lorsque le mercure a cheminé dans une partie du réseau, il s'arrète en sorte qu'on ne voit pas, comme chez le veau, l'injection se prolonger presque instantanément sur une large surface . . . .“

Das Aussehen des Lymphgefässnetzes beschreibt er folgendermassen S. 105—106: „Lorsque les vaisseaux sont remplis et dilatés par le mercure, le réseau formé par les anastomoses de leurs premières radicules s'étend uniformément du sommet jusqu'à la base des ventricules; il se prolonge en outre sur toute la longueur des cordages tendineux. Au niveau de la portion caverneuse des ventricules les mailles de ce réseau sont plus larges que celles du réseau peripherique. Les ramuscules qui le constituent sont aussi plus gros. Ils affectent, sur cette portion caverneuse, une disposition étoilée ou rayonnante; en se continuant entre elles toutes ces étoiles donnent naissance à un réseau d'une forme spéciale et caractéristique, très différent du réseau périphérique. A mésure qu'on se rapproche de la base des ventricules, la disposition étoilée disparaît; ses mailles deviennent plus petites, plus serrées, de telle sorte que sur la partie lisse des cavités toutes les radicules lymphatiques se touchent et arrivent même à se superposer. Le réseau de la base ou de la portion lisse de ces cavités diffère ainsi, non seulement de celui qui répond à leur sommet, mais aussi de celui qui recouvre leur surface externe (Pl. XXXIX. Fig. V.).

Sur les cordages tendineux le réseau affecte également une disposition qui lui est propre. Il se compose de mailles longitudinales occupant la surface de ces cordages, tous les points de leur épaisseur et pénétrant jusqu'a leur centre. En

outre les vaisseaux qui contribuent à le former diffèrent beaucoup de calibre; sur certains points ils se réduisent à la plus extrême ténuité; et sur d'autres ils se montrent considérablement plus volumineux . . . . (P. XXXIX. Fig. VI.) . . Les parois du ventricule gauche étant injectées, on procède de la même manière à l'injection des parois du ventricule droit. En les comparant on remarque alors que la disposition des vaisseaux lymphatiques est à peu près identique sur l'un et sur l'autre."

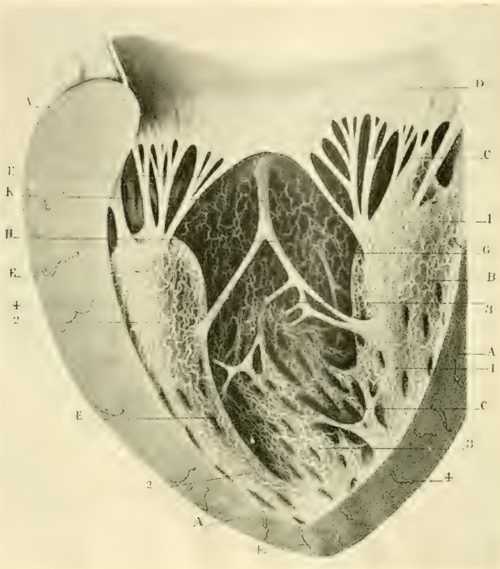
Die Abflüsse der Netze finden sich S. 106 in folgender Weise beschrieben: „Le réseau qui tapisse les parois des cavités ventriculaires donne naissance à des ramuscules et troncules qui s'engagent immédiatement dans la couche musculaire sous-jacente . . si quelques-unes se portent en effet vers le sommet des ventricules d'autres incomparablement plus nombreux traversent leurs parois à toutes les hauteurs et sur tous les points de leur contour . . . Après l'injection des réseaux qui recouvrent la surface interne de ces parois, on reconnaît sans peine leur présence et leur trajet en incisant les ventricules longitudinalement et transversalement. On voit alors sourdre des gouttelettes de mercure provenant des troncules divisés . . ."

Was nun Sappeys Angaben aus den Jahren 1876 und 1885 über das Grössenverhältnis der endocardialen Lymphgefässe und den Verlauf der Injektion betrifft, so werden dieselben wegen der Anschauung, dass das Endocard des Ventrikels von einem weitmaschigen Netze von makroskopisch sichtbaren Lymphgefässen bekleidet ist, schon a priori der Kritik ausfordern müssen, wenn man Eberth und Belajeffs Angaben von der Grösse genannter Lymphgefässe in injiziertem und somit dilatiertem Zustand und den Umfang der Injektion gedenkt, und ausserdem weiss, dass die wässerigen Massen weit mehr penetrant sind als das Quecksilber.

Und wenn man das Purkinjesche Netz kennt und beobachtet hat, wie blitzschnell sich dasselbe in weitem Umfange injizieren lässt — wenn man nur die Kanüle in einen der Fäden glücklich eingeführt hat — dann wird man entschieden darüber in Verdacht versetzt werden, dass das von Sappey so schnell und in so weitem Umfange durch Einführung der Kanüle direkt in die „Gefässe“ injizierte Netzwerk kein Lymphgefässnetz, sondern das Purkinjesche Netz gewesen sei. Wenn man überhaupt die ganz verschiedene Weise, auf die sich das Purkinjesche Netz und das Lymphgefässnetz füllt, gesehen hat, so lässt es sich nicht leugnen, dass Sappeys Beschreibung des Injektionsverlaufes seines Netzes mit dem Verlauf der Injektion eines Lymphgefässnetzes entschieden nicht übereinstimmt. Das Charakteristische für eine Injektion, wie die letztere, ist ja, dass selbst wenn die wässerigen Massen oder zwar das beste aller Injektionsmittel: die „Gerotasche Mischung“, die an Penetrationsvermögen das Quecksilber weit übertreffen — benutzt werden, nur um die Injektionsstelle und nur in relativ geringem Umfang eine gute und dichte Injektion erzielt wird, die indessen bald abnimmt, indem die Massen durch die abführenden Stämme ihren Ablauf nehmen; die Injektion geschieht im ganzen verhältnismässig langsam und in relativ beschränktem Umfange. Wenn aber während der Injektion eines Lymphgefässnetzes die Färbemasse sich plötzlich über eine grössere Strecke verbreitet, dann hat dies so gut wie immer darin seinen Grund, dass die Kanüle in eine Vene hineingedrungen ist, und das Venennetz somit injiziert worden ist. Als wir die Injektionsweise des Purkinjeschen Netzes zum ersten Male beobachteten, war es darum unser erste Gedanke, dass sich hier ein Venennetz gefüllt hätte, es wurde aber diese Auffassung bei der mikroskopischen Untersuchung des Netzes bald umgestürzt.

Wie bereits oben erwähnt, war es indessen Sappeys

Beschreibung von dem Aussehen dieses Lymphgefässnetzes, die uns zuerst auf den Gedanken brachte, es könnte hier eine Missdeutung vorliegen, und seine Darstellung von diesem Netze, das ganz gleichartig von der Spitze bis zur Basis des Ventrikels verlief, mit grossen Maschen in sternen- oder strahlenförmiger



Textfigur 7.
Nach Sappey (s. Text).

Anordnung, musste sofort unseren Gedanken auf das P u r k i n j e-sche Netz hinlenken.

Wird man nun S a p p e y s dem Texte beigefügte Planche XXXIX betrachten, dann findet man hier an Fig. 3, 4 und 5 das besprochene Lymphgefässnetz im Endocard des linken Ventrikels, bzw. von Pferd, Kalb und Ochsen, und es lässt sich

Fig. 5.



Fig. 10.

Aagaard und Hall, Über Injektionen des „Reizleitungssystems“ und der Lymphgefässe des Säugetierherzens.

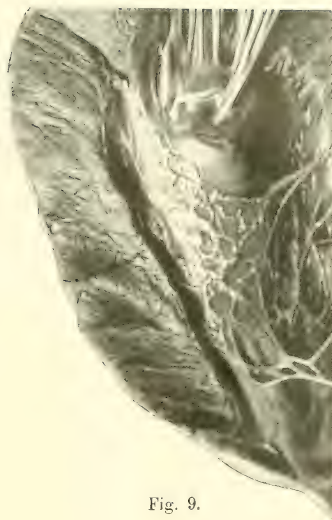


Fig. 9.

Fig. 11.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

— wie es von Sappey auch angegeben wird — kein wesentlicher Unterschied im Aussehen des Netzes dieser Herzen wahrnehmen, weshalb wir uns begnügen werden, an unserer Textfig. 7. Sappeys Fig. 5: „vaisseaux lymphatiques de la cavité du ventricule gauche chez le bœuf“ — als die am meisten instruktive — zu wiedergeben; es lässt sich auf diese Weise ein Vergleich mit unseren Abbildungen des Purkinjeschen Netzes am besten anstellen.

Man sieht hier, wie der linke Ventrikel mittels eines Schnittes zwischen vorderem und hinterem Papillarmuskel geöffnet und ausgebreitet ist, so dass man auf Septum und die Mitralsegeln hineinsieht. Es findet sich hier am Septum das linke Crus des His-Tawaraschen Bündels schön und korrekt wiedergeben, sowie die frei durch Lumen ziehenden Hauptschenkeln nach dem vorderen und hinteren Papillarmuskel. Dieses Verhältnis wird im Texte folgendermassen beschrieben: „H. Deux cordages tendineux émanés des colonnes charnues, après un court trajet, ils se réunissent à la manière des deux branches d'un Λ. K. Tronc résultant de leur fusion; il s'insère sur les parois charnues du cœur un peu au dessous de bord adhèrent de la valvule auricolo-ventriculaire.“

Bei näherer Betrachtung des besprochenen Netzes sieht man, wie es mit seinen grossen Maschen gleichartig von der Spitze des Ventrikels und dem cavernösen Teil über die Papillarmuskel hinüberzieht, und von dort ab, indem sich der Charakter ganz ändert, den falschen Sehnenfäden entlang bis zum His-Tawaraschen Bündel am Septum hinaufzieht, ausserdem bemerkt man aber, wie das Netz ohne sich zu ändern auch an den glatten Teil der Ventrikelwand — in casu septum —, die es ganz bekleidet, bis zur Basis unter den atrioventricularen Klappen hinaufzieht, so dass es aus diesem Bilde (wie auch aus den übrigen Bildern) hervorgeht, dass die Beschreibung im Texte sich ausschliesslich auf das linke Crus des His-

Tawaraschen Bündels, nebst dessen Verzweigungen nach den Papillarmuskeln bezieht: „A mesure qu'on se rapproche de la base des ventricules, la disposition étoilée disparaît; ses mailles deviennent plus petites, plus serrées, de telle sorte que sur la partie lisse des cavités toutes les radicules lymphatiques se touchent et arrivent même à se superposer.“

Zu der Beschreibung des Aussehens des Netzes an den Sehnenfäden, wo das Netz aus langen Maschen mit grossen Kaliberunterschieden besteht: „occupant la surface de ces cordages, tous les points de leur épaisseur, et pénetrant jusqu'a leur centre“, weist Sappey auf die Fig. 6 hin, die indessen in vergrössertem Massstabe den unteren Teil des His-Tawaraschen Bündels und dessen zwei Zweige von der Fig. 5 wiedergibt, so dass es hieraus hervorgeht, dass die Beschreibung sich vorwiegend auf die falschen Sehnenfäden bezieht, und nicht so sehr auf die wahren Sehnenfäden der Klappen.

Wird man jetzt Sappeys hier reproduzierte (und auch die nichtreproduzierten) Bilder von dem mit Quecksilber injizierten Lymphgefässnetze im Ventrikelendocard mit unseren oben abgebildeten Präparaten, die das mit „Gerota“ injizierte Purkinjesche Netz wiedergeben, vergleichen, dann erzeigt es sich leicht, dass Sappeys Bild in aller wesentlicher Beziehung mit dem unsrigen übereinstimmt, und dass das von Sappey als Lymphgefässnetz beschriebene Netz also in der Tat das Purkinjesche Fadennetz ist.

Es war uns indessen auffällig, dass in der Morphologie des Purkinjeschen Netzes gewisse kleinere Unterschiede zwischen dem Sappeyschen Bild und den unsrigen vorzufinden waren. Sappey erwähnt allerdings in seiner Darstellung strahlen- und sternenförmige Netzmaschen; an seinen Figuren haben aber die Maschen eine etwas mehr abgerundete Form als die Maschen des mit „Gerota“ injizierten Netzes; letzteres weist ausserdem an einigen Stellen nicht nur grössere

Maschen mit dickeren Zweigen, sondern auch kleinere Maschen mit feineren Zweigen auf. Es stand uns indessen schon im voraus klar, dass wenn wir wie Sappey für die Injektion des Purkinjeschen Netzes Quecksilber statt die weit besser penetrierende „Gerota“sche Masse benutzen würden, wir erstens nur eine Injektion der grösseren Zweigen der Netzmaschen erwarten könnten, und zweitens beobachten würden, dass das Quecksilber, welches an den Wänden der Bindegewebescheiden der Purkinjeschen Fäden nicht adhäriert und ausserdem die Fäden stärker dilatiert, die Netzmaschen ein weit mehr abgerundetes Gepräge geben würde.

Wir versuchten nun mittels des für die Gerotainjektion benutzten Apparats das Purkinjesche Netz im Endocard einiger Kalbherzventrikel mit Quecksilber zu injizieren, was uns sehr leicht gelang, wenn auch nicht in so weitem Umfange mit einem einzelnen Einstich wie bei der Gerota-Injektion. Das beste Verfahren war — wie Sappey angibt — nur einen einzelnen Einstich an einem der Papillarmuskel zu benutzen, damit nicht zu grosse Mengen von Quecksilber gleich auslaufen sollte; von einem solchen günstigen Einstich aus gelang es uns mehrmals nicht nur das Netz des Papillarmuskels und des angrenzenden Teils der cavernösen Ventrikelwand, sondern auch das Netz in oder entlang den falschen Sehnenfäden bis zum His-Tawaraschen Bündel hinauf, sowie den unteren Teil desselben zu injizieren. Wie aus den nachstehenden Abbildungen hervorgeht, zeigte sich unsere Vermutung von den besprochenen Veränderungen in der Morphologie des mit Quecksilber injizierten Netzes ganz richtig. Die Fig. 9, Taf. 16—17 stellt eine Photographie (nat. Grösse) von dem Quecksilberinjizierten Netze im Endocard des vorderen Papillarmuskels im linken Ventrikel eines Kalbherzens dar, und man sieht hier, wie nur die grösseren Zweige der Netzmaschen gefüllt worden sind, und wie das Netz ein weit mehr abgerundetes Aussehen er-

halten hat, indem das Quecksilber teils die Zweige selbst, teils und besonders aber die Ecken dilatiert hat, deren spitze Winkel sonst so stark hervortreten. An der Fig. 10, Taf. 16—17 ist eine Photographie (etwa 4 mal vergrössert) gleichfalls von dem linken Ventrikel eines Kalbherzens wiedergeben, an dem man teils am linken vorderen Papillarmuskel das mit Quecksilber injizierte Purkinjesche Netz wahrnehmen kann, teils aber bemerkt, wie das Quecksilber entlang und durch die Purkinjeschen Fäden der falschen Sehnenfäden hinaufgedrungen ist bis zum linken Crus des His-Tawaraschen Bündels und zwar so, dass hier am Septum ein Netz injiziert ist, das eben der Sappeyschen Beschreibung von dem feinen dichtmaschigen Netz an dem glatten Teil der Ventrikelwand entspricht. Wenn man dieses mit Quecksilber injizierte His-Tawarasche Bündel mit dem an der Textfig. 1, S. 382 abgebildeten und mit Gerota injizierten vergleicht, dann bemerkt man, dass das Quecksilber die dichtgelagerten Maschen des Purkinjeschen Netzes abgerundet haben, so dass das Aussehen dieses Netzes an dieser Stelle in mehreren Beziehungen an einem mit Quecksilber injizierten Llymphgefässnetz erinnern könnte.

Noch deutlicher treten die von Sappey erwähnten grossen Kaliberunterschiede des His-Tawaraschen Bündels an der Textfig. 8 hervor. Man sieht hier (5 mal vergrössert) an einem anderen Kalbsherzen Nr. 15 den unteren Teil des linken Crus des Bündels nebst den Verzweigungen nach dem vorderen und hinteren Papillarmuskel. Ein Vergleich der verschiedenen mit Quecksilber injizierten Purkinjeschen Netzen zeigt, dass dieselben am Ventrikelendocard einigermassen gleich sind, während das Netz des His-Tawaraschen Bündels beträchtliche morphologische Variationen aufweisen kann.

Was nun Sappeys Beschreibung von den Abflussstämmen des endocardialen Netzes betrifft, die überall durch die Musku-

latur hinabtauchen und dadurch zu konstatieren sind, dass an der durchschnittenen Ventrikelwand die Quecksilbertropfen aus ihr hervorquellen, so dürfte es somit einleuchtend sein, dass diese von Sappey beobachteten Erscheinungen die



Textfigur 8.

Photographie von einem mit Quecksilber injizierten Purkinjescheu Netze im l. Ventrikel eines Kalbherzens Nr. 15 (Vergrösserung etwa 5 fach).

Purkinjeschen Fäden gewesen sind, welche in der Muskulatur in die Tiefe hinabziehen, und an denen sich die Quecksilberinjektion fortgesetzt hat.

Bei der mikroskopischen Untersuchung des in Formalin fixierten, mit Quecksilber injizierten Purkinjeschen Netz

fanden sich — wie es zu erwarten wäre — die Bindegewebescheiden der Muskelfäden bedeutend stärker aufgetrieben als an den mit Gerota injizierten Präparaten und ausserdem bemerkte man, dass sich das Quecksilber vorwiegend an der einen Seite der Purkinjeschen Fäden angehäuft hatte, und zwar an der dem Endocard — dem Ventrikellumen — zugekehrten Seite, was teils darauf deutet, dass hier weniger Widerstand gegen die Dilatation ausgeübt wird als in der Richtung nach der untenliegenden Herzmuskulatur, und teils das grosse Zusammenhangsvermögen des Quecksilbers zeigt im Gegensatz zu der Gerotaschen Masse, die sich gleichartig um den ganzen Faden verteilt.

Es bleibt dann zwischen den von Sappey abgebildeten Netzen und unseren Präparaten nur noch ein Unterschied übrig, und zwar, dass das Netz nach Sappey ganz bis zum Gipfel der Papillarmuskel und noch weiter ein wenig auf die Chordae tendineae hinaufreicht, während unserer Abbildungen nach — das Netz fast immer in einer kleinen Entfernung von der Spitze aufhört; nur an dem in Fig. 2, Taf. 10—11 abgebildeten Präparat haben wir das Netz an einer Stelle gegen den Gipfel emporsteigen gesehen.

Es lässt sich hierzu als Argument sehr natürlich anführen, dass Sappey am Gipfel der Papillarmuskel, wo das Bindegewebe dick und gespannt ist, die grössten Gefässe des hier befindlichen reichen Lymphgefässnetz mit Quecksilber injiziert hat; es geht aber aus einer Zusammenstellung von Sappeys Bildern und Eberth und Belajeffs Darstellung und Abbildungen, wie auch von unseren zahlreichen mit Gerota injizierten Präparaten von den Lymphgefässen dieses Bezirks hervor, dass es nur die grössten Gefässe sein können, die von Sappey injiziert wurden.

Dass Sappey in seiner Abbildung diese Netze mit dem am Papillarmuskel etwas weiter nach unten befindlichen

Purkinjeschen Netze in Verbindung stehen lässt, ist eine natürliche Konsequenz zuvörderst davon, dass er eben auch diese Netze als Lymphgefässnetze deutete, und zweitens davon, dass seine schönen Bilder nicht einzelne Präparate wiedergeben, sondern — wie überhaupt die Mehrzahl seiner Abbildungen — von mehreren verschiedenen zusammengezeichnet sind.

Bei unseren eigenen Quecksilberinjektionen gelang es uns freilich an dem Gipfel des Papillarmuskels ein ziemlich grobes Netz zu injizieren, — inwieweit aber dasselbe ein Lymphgefäss- oder Blutgefässnetz war, lässt sich kaum abmachen ohne eine gleichzeitige Injektion der Blutgefässe, denn es finden sich auch am Gipfel hier voluminöse dichtmaschige Venenplexen.

Es wäre schon möglich, dass Sappey weiter nach unten an den Papillarmuskeln — oder im übrigen Teil des Ventrikelendocards — ausser dem Purkinjeschen Netze auch Lymphgefässnetze injiziert haben könnte, obgleich wir dies als sehr unwahrscheinlich bezeichnen müssen, und zwar aus folgenden Gründen: Erstens glauben wir — nach dem Grössenverhältnis an unseren mit Gerota injizierten Lymphgefässpräparaten zu urteilen (siehe Textfig. 5, vom Kalbendocard), dass es kaum möglich sein wird, die feineren Lymphgefässnetze hier mit Quecksilber zu injizieren, und wenn die Injektion gelingen sollte, würde das Quecksilber entschieden in die grösseren sammelnden Gefässe und abführenden Stämme hineindringen; Sappey musste dann ohne Zweifel bemerkt haben, dass sie klappenhaltig sind, und dass die Stämme an einer kürzeren oder längeren Strecke im Endocard verlaufen, ehe sie in die Tiefe hinabverschwinden. Eine derartige Beobachtung findet sich aber nirgends in Sappeys Darstellung, wie auch die Abbildungen nichts enthalten, was hierauf deuten könnte. Ausserdem dürfte es ohne Zweifel Sappey auffällig gewesen sein — falls er die beiden Netze nebeneinander vorgefunden hätte — dass sie grosse morphologische Unterschiede

darbieten. Ferner scheint es uns sehr unwahrscheinlich, dass Sappey eventuell injizierte Lymphgefässnetze als Venennetze im Endocard gedeutet und deshalb nicht erwähnt haben sollte, denn die Venennetze lassen sich hier als Regel sehr leicht als solche erkennen, wenn sie in weiterem Umfange injiziert sind.

Wirft man jetzt einen Blick auf Eberth und Belajeffs und Sappeys Arbeiten, dann kommt es sehr merkwürdig vor, dass Sappey nicht die vielen Abweichungen in der Morphologie des injizierten Netzes von dem Aussehen gewöhnlicher Lymphgefässnetze bemerkt hat, so dass ihm die Spezifität desselben verdächtig wurde. Er scheint aber erstens die Existenz des Purkinjeschen Netzes gar nicht gekannt zu haben, wenigstens haben wir es in seinem Handbuch nie erwähnt vorgefunden, und zweitens hat er offenbar die von Eberth und Belajeff angeführten Bemerkungen rücksichtlich einer eventuellen Injektion desselben gar nicht gelesen; denn dann wäre ihm die Sache entschieden gleich klar gewesen[1]).

Wie aus Sappeys Abbildungen hervorgeht, ist es ihm gelungen, das Leitungssystem in weitem Umfange zu injizieren, und hätte er bloss seine Präparate mikroskopiert oder nur dissekiert, dann würde er gewiss der Entdecker des His-Tawaraschen Bündels und dessen Überganges in das Purkinjesche Fadennetz geworden sein. Und die hierdurch bedingten Konsequenzen für die ganze Entwickelung der Frage von dem Reizleitungssystem lassen sich leicht erkennen.

Der letzte Untersucher der Lymphgefässe im Endocard ist Mouchet (13). Er hat im Jahre 1909 in „Journal de l'Anatomie et de la Physiologie" eine Untersuchungsreihe veröffentlicht über die Lymphgefässe des Herzens beim Menschen

---

[1]) In Henle und Meisners: Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie im Jahre 1866 (9.) wird S. 142 Eberth und Belajeffs Abhandlung von den endocardialen Lymphgefässen zitiert, die Möglichkeit einer Injektion des Purkinjeschen Netzes wird aber auch nicht hier erwähnt.

und bei einigen Säugetieren; der Zweck der Arbeit findet sich zum Teil in den S. 433 befindlichen Worten enthalten, nämlich zu: „combler les nombreuses lacunes existantes dans les descriptions classiques relatives aux lymphatiques de l'endocarde." Mouchet wandte für seine Injektionen die Gerotasche Methode an und hat demnach dieselben Bedingungen wie wir gehabt, um den Sappeyschen Irrtum erkennen zu können, allein — sei es gleich gesagt — trotzdem dass Mouchet scheinbar Eberth und Belajeff gelesen und zitiert hat, kennt er weder die Existenz des Purkinjeschen Netzes noch die Möglichkeit einer Injektion desselben; und da er seine Präparate keiner mikroskopischen Untersuchung unterwarf, ward ihm, jedenfalls in bezug auf die Herzen der Wiederkäuer — gleiches Schicksal mit Sappey zum Teil; er hat vorwiegend — wenn auch unvollständiger als Sappey — das Purkinjesche Netz des Ventrikelendocards injiziert und es als endocardiale Lymphgefässe gedeutet.

Die von Mouchet angestellten Untersuchungen beziehen sich auf Herzen von Mensch, Hund, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen, Ochse, Schaf, Schwein und Pferd, und er teilt die untersuchten Herzen in zwei Gruppen. In der ersteren dieser Gruppen, welche von den Wiederkäuern vertreten wird, weicht das Aussehen der subendocardialen Lymphgefässe von demjenigen der letzteren Gruppe: Herzen vom Mensch, Hund, Pferd etc. beträchtlich ab. Um eine Beurteilung der erwähnten Befunde möglichst viel zu erleichtern, sei hier Mouchets Darstellung von den Lymphgefässen des Ventrikelendocards am Herzen der Wiederkäuer in ihrem ganzen Umfange wiedergegeben. Sie lautet folgendermassen (S. 448—449): a) Ruminants. Chez les ruminants les lymphatiques sous-endocardiques forment des réseaux particuliers qui ne présentent que quelques variations régionales. Les mailles qui forment ces réseaux ont une forme polygonale, et figurent des penta-

gones ou des hexagones à angles aigus. En effet, tandis qu'au niveau des réseaux lymphatiques sous-péricardiques par exemple, les mailles prennent une forme arrondie, elles affectent ici des figures presque régulièrement géometriques. Et en suivant l'injection, qui peut se pratiquer facilement, en piquant superficiellement sous l'endocarde, nous avons été amené à admettre ici l'existance de deux réseaux, l'un à mailles plus petites et à rameaux plus fins, l'autre à mailles plus volumineuses, formé par des rameaux plus considérables. Quoi qu'il en soit, ces réseaux couvrent de leurs mailles la face endocardique des ventricules, au niveau de la région moyenne, et des piliers. Nos meilleurs résultats sont fournis par l'injection de ce réseau au niveau de la base d'un pilier, principalement dans le ventricule gauche. Dans la région de la pointe du ventricule, on trouve un tissu affectant une disposition caverneuse et, jetés entre les différents piliers secondaires ou tertiaires qui forment cette couche plexiforme, se rencontrent de nombreux replis endocardiques, qui semblent seulement formés par l'accolement des deux feuillets (S. 449) de l'endocarde. Dans ces replis, se trouvent toujours des vaisseaux lymphatiques assez volumineux à direction rectiligne et qui semblent, comme d'ailleurs les replis qui les supportent, jetés en pont d'un réseau à l'autre. Cette disposition est marquée au niveau du bord postérieur du ventricule gauche, lorsqu'on ouvre ce ventricule par son bord antérieur; en écartant alors les deux faces droite et gauche de ce ventricule on voit dans le sillon qui les sépare se tendre une série de tractus passant d'une face à l'autre et supportant un ou deux vaisseaux lymphatiques qui mettent aussi en communication les réseaux de la face droite et gauche de ce ventricule. Cette disposition tout à fait spéciale des vaisseaux sous-endocardiques chez les ruminants, nous a amené à les decrire à part, car nous allons voir que la disposition de ce même réseau est totalement diffé-

rente chez les animaux de notre seconde série (homme, chien, cheval, etc.)“.

Wie es jedem Leser, dem das Purkinjesche Netz von unserer obigen Beschreibung bekannt ist, bald klar sein wird, ist Mouchets Darstellung von den vermeintlichen endocardialen Lymphgefässen am Ochsen- und Schafherzen Wort für Wort eine Wiederholung der Morphologie des Purkinjeschen Netzes. Das einzige was darauf deuten könnte, dass Mouchet ausser dem Purkinjeschen Netze vielleicht auch Lymphgefässnetze gesehen habe, ist seine Beschreibung von zwei Netzen nämlich eins mit kleineren Maschen und feineren Verzweigungen, und eins mit grösseren Maschen und Zweigen. Es findet sich aber keine Angabe rücksichtlich der Beziehung eines dieser Netze zum andern, welches Netz am tiefsten oder höchsten gelagert sei, ob in der Morphologie der Netze irgend welche Verschiedenheiten vorhanden seien, usw. usw., und es dürfte demnach zweifelhaft sein, dass die feineren Netze anders seien als die feineren Verzweigungen des Purkinjeschen Netzes. Eine endgültige Lösung der Frage kann indessen erst dann erreicht werden, wenn Mouchets Originalpräparate einer näheren Untersuchung unterworfen werden. Seiner Beschreibung fügt Mouchet eine Abbildung des rechten Ventrikels eines Schafherzens als Fig. 8 bei. Die Figur ist ein schlechter schematischer Holzschnitt, an dem ein nur teilweise injiziertes Muskelnetz in natürlicher Grösse sich vorfindet mit den bei der Gerotaschen Injektion stark hervortretenden spitzwinkeligen Ecken an den Netzmaschen. Dagegen lässt sich hier keine Andeutung von „zwei Netzen“ wie im Texte angegeben, wahrnehmen. Beim Vergleich mit Sappeys Text und Abbildungen zeigt es sich übrigens, dass die von Mouchet vorgenommenen Injektionen im grossen und ganzen weit mehr unvollständig als Sappeys gewesen sind, indem Mouchet nicht wie Sappey das linke Crus

des His-Tawaraschen Bündels injiziert hat. Mouchet erwähnt auch nicht mit einem Worte den betreffenden Abschnitt von Sappeys Text (siehe oben S. 399). Vergleichsweise haben wir an Fig. 11, Taf. 16—17 aus unseren eigenen Injektionen ein kleines Stückchen des wirklichen Lymphgefässnetzes im rechten Ventrikel eines Schafherzens abgebildet. Das betreffende Stück gibt die dichteste Partie des Lymphgefässnetzes dar; an anderen Stellen im Präparate sieht man die grossen sammelnden und abführenden klappenhaltigen Lymphgefässstämme, als Regel an einer grösseren Strecke im Endocard verlaufend, ehe sie durch die Muskulatur hinabtauchen, um sich den grösseren Blutgefässen anzuschmiegen (siehe übrigens den Figurentext). Ein Vergleich dieser Figur mit Mouchets Abbildung wird schnell das Resultat geben, dass zwischen den abgebildeten Netzen nicht die entfernteste Ähnlichkeit bestehe, weder in bezug auf Grösse noch auf Morphologie.

Die zweite Gruppe von Herzen (Mensch, Hund, Pferd etc.), wo das Aussehen der endocardialen Lymphgefässe — wie bereits erwähnt — demjenigen der ersteren Gruppe ganz unähnlich sein sollte, beschreibt Mouchet S. 449 folgendermassen: „b) Autres mammifères. — Ici en effet l'injection du réseau sous-endocardique présente beaucoup de difficultés. Chez le cheval on peut injecter des réseaux relativement étendus que Sappey avait déja mis en évidence en pratiquant des injections au mercure, mais le point le plus important consiste dans ce fait que l'injection ne s'étend jamais comme chez les ruminants à une portion considerable du réseau sous-endocardique . . . . ."

Wie aus dem obigen hervorgeht, unterliegt es keinem Zweifel, dass Mouchet hier mittels der Gerotaschen Methode eine Injektion derselben Netze am Endocard des Pferdes wie Sappey mittels Quecksilber erzielt und demnach vorwiegend die Purkinjeschen Netze gefüllt und sie auch hier als Lymphgefässnetze gedeutet hat.

Sappeys Abbildungen von den vermeintlichen Lymphgefässnetzen am Endocard des Pferdes weichen aber nur an ganz unwesentlichen Punkten von den abgebildeten Netzen am Herzen der Wiederkäuer ab, und, wie oben besprochen, gibt Sappey an, dass nur in bezug auf die Dicke ein Unterschied vorhanden sei; es muss deshalb entschieden etwas erstaunend wirken, wenn Mouchet diese Herzen in einer speziellen Gruppe aufstellt, deren Aussehen von demjenigen der Wiederkäuer divergieren soll.

Dass die Injektion des Purkinjeschen Netzes am Pferdeherzen schwieriger ist, als am Herzen der Wiederkäuer wird also sowohl von Mouchet als von Sappey anerkannt; auch wir können es bestätigen, indem es uns an unseren drei Pferdeherzen nur in einem Herzen gelang, mittels Gerota das Purkinjesche Netz zu injizieren, während in allen drei Herzen das Lymphgefässnetz sehr leicht und in relativ grossem Umfange injiziert wurde. Mit Quecksilber gelang es uns nur an einem der Pferdeherzen einzelne Purkinjesche Maschen aber niemals Lymphgefässe zu injizieren.

Leider gibt Mouchet keine Abbildung der Netze am Pferdeherzen, und es lässt sich also nicht auf dieser Weise entscheiden, inwieweit er ausser den Purkinjeschen Netzen auch das Lymphgefässnetz beobachtet habe. Dies ist allerdings sehr wahrscheinlich, weil er die Gerotasche Methode benutzt hat; aber selbst wenn er sie injiziert haben sollte, wird er sie scheinbar als Lymphgefässe nicht erkannt haben (mag er vielleicht eventuelle Lymphgefässnetze als Blutgefässnetze, die ja auch häufig gleichzeitig injiziert werden, gedeutet haben) denn die wahren Lymphgefässnetze sehen ja in keiner Beziehung, weder in Grösse noch in Morphologie — den von Sappey abgebildeten und auch von Mouchet beschriebenen ähnlich.

Um das Aussehen des Lymphgefässnetzes am Ventrikel-

endocard des Pferdes, sowie den zwischen demselben und dem Purkinjeschen Netze existierenden Unterschied zu zeigen, haben wir an der Textfig. 9 eine Photographie eines Stückes des Endocards am rechten Ventrikel eines Pferdeherzens (Nr. 3) wiedergegeben; an diesem Herz gelang es uns, das Purkinjesche Netz in ziemlich grossem Umfange zu injizieren. An der



Textfigur 9.

Das Endocard des r. Ventrikels eines Pferdeherzens (Nr. 3) mit dem Purkinjeschen und Lymphgefässnetz. Direkt nach dem Präparat bei durchfallendem Lichte photographiert. Vergrösserung ca. 10 fach.

abgebildeten Partie sind einige der gröberen Maschen des Purkinjeschen Netzes gleichzeitig mit dem Lymphgefässnetze injiziert. Die Vergrösserung ist dieselbe wie an der Fig. 5, welche das Lymphgefässnetz am Kalbendocard wiedergibt; man sieht wie die Lymphgefässnetze an der hier abgebildeten Partie von den Lymphgefässen des Kalbherzens nicht in besonderem Grade abweichen.

Links im Bilde sieht man das Extravasat von der Injektionsstelle, aus welcher sich das Purkinjesche Netz und das Lymphgefässnetz gleichzeitig gefüllt haben. Die grossen, weiten, zusammenhängenden Maschen sind injizierte Purkinjesche Fäden, während das feinere Geflechte das Lymphgefässnetz ist. Ganz wie am Kalbsendocard sieht man hier, wie das Aussehen der Maschen des Lymphgefässnetzes zum Teil von der Verlaufsrichtung der untenliegenden Muskelbündel (die rechts durchschimmern) abhängig ist. Ferner sieht man hier und dort Klappen an dem Lymphgefässnetze, und wie sich von hier aus Zweige in die Tiefe der Muskulatur hinab fortsetzen.

Es dürfte aus der Figur hervorgehen, dass das Gepräge des Netzes als Lymphgefässnetz und das morphologische Abweichen dieses Netzes von dem Purkinjeschen Netze ganz unbestreitbar sei.

Was das gegenseitige Verhältnis zwischen dem Purkinjeschen und dem Lymphgefässnetze im Endocard betrifft, müssen wir hier in aller Kürze bemerken, dass wir erstens nirgends weder an dem hier abgebildeten Präparat vom Pferdeherzen, noch in unseren zahlreichen vom Schaf, Kalb und Ziege herrührenden Präparaten eine Verbindung zwischen diesen beiden „Röhrensystemen“ beobachtet haben, und zweitens auch kein besonderes Umwinden der Purkinjeschen Fäden von Lymphgefässen vorgefunden haben; nur an einzelnen Stellen wie z. B. an dem in Textfig. 9 abgebildeten Präparat haben wir gesehen, dass die Morphologie des Lymphgefässnetzes von den Purkinjeschen Fäden beeinflusst war, indem Lymphgefässe an den letzteren entlangziehen; stellenweise finden sich dann einige verbindende Quermaschen über den Fäden hinüber. Dasselbe Verhältnis haben wir an einem Ziegenendo-

card Nr. 3 beobachtet, von dem ein Schnitt an der Fig. 12, Taf. 14—15 (siehe übrigens den Figurentext) abgebildet ist. In den meisten Fällen findet man aber, dass das Lymphgefässnetz unabhängig von dem Purkinjeschen Netze verläuft und als Regel im Endocard etwas höher gelagert ist, was zum Teil an dem einem Pferdeherzen (Nr. 2) entnommenen Schnitt Fig. 13, Taf. 14—15 (s. auch den Figurentext) beobachtet werden kann.

Es finden sich übrigens in den verschiedenen Teilen des Ventrikelendocards beim Pferde eine Menge morphologische Verschiedenheiten des Lymphgefässnetzes, auf die wir hier nicht näher eingehen sollen.

Mouchet schreibt weiter S. 449: „cependant au niveau des piliers même chez les animaux de la seconde série, nous avons cru retrouver deux réseaux lymphatiques superposés. C'est d'ailleurs la conclusion de Nyström qui a retrouvé au niveau des muscles papillaires les réseaux sous-endocardiques les plus riches . . . . .“

Um die Angaben von dem Vorhandensein der „de réseaux lymphatiques superposés“ auch in dieser Gruppe zu beleuchten, müssen wir erstens Mouchets eigene Worte aus seiner „Conclusion“ S. 456 zitieren: „Chez les ruminants, on rencontre dans toute l'étendue de l'endocarde ventriculaire deux réseaux superposés à mailles polygonales. Chez les autres mammifères au contraire il n'existe qu'un seul réseau que la piqûre n'injecte que partiellement“, und zweitens bemerken, dass in den hierhergehörigen Illustrationen Fig. 9 und 10 vom Schwein und Hund keine Spur von „zwei aufeinander gelagerten Netzen“ vorhanden ist.

Auch die von Mouchet gehegte Anschauung, dass Nyström die Lymphgefässnetze am reichlichsten an den Papillarmuskeln vorgefunden habe, ist ein komplettes Missverständnis, indem Nyström (S. 365)[1]) überhaupt nicht selbst

[1]) Nyström, Über die Lymphbahnen des Herzens. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897. p. 361—378. 1 Taf.

die Lymphgefässe des Endocards untersucht hat und in seiner kurzen Besprechung derselben ausdrücklich Eberth und Belajeff und Sappey als Quellen angibt.

Es folgt nun S. 449—450 eine Beschreibung von dem Aussehen des vermeintlichen Lymphgefässnetzes an den Papillarmuskeln, im Infundibulum und an dem glatten Teil der Ventrikel gegen die Insertion der Klappen hin, und es lässt sich hier kaum mit Sicherheit entscheiden, inwieweit sich die Beschreibung auf das Lymphgefässnetz oder das Purkinjesche Netz bezieht, sei zwar durch mehrere Bemerkungen die Auffassung unterstützt, dass die Darstellung auf eine Untersuchung seiner Befunde am Pferdeherzen fusst und also das Purkinjesche Netz betrifft. Was indessen vielleicht darauf deuten könnte, dass Mouchet an den übrigen Herzen (Mensch, Hund etc.) tatsächlich Lymphgefässnetze beobachtet hat, ist der Umstand, dass seine Darstellung von 2 Figuren begleitet ist, und zwar die Fig. 9, die dem rechten Ventrikel eines Schweineherzens entstammt, und Fig. 10, die u. a. die beiden Papillarmuskel des linken Ventrikels eines Hundeherzens dargibt, denn es ist an diesen Herzen niemand, auch nicht uns, gelungen, das Purkinjesche Netz zu injizieren. Der Morphologie des abgebildeten Netzes im Schweineherzen nach scheint es uns aber weit wahrscheinlicher, dass auch hier das Purkinjesche Netz injiziert ist. Am Schweineherzen lässt sich nämlich dieses sehr leicht mit blossem Auge beobachten, und selbst wenn es uns in den 5 Fällen, wo wir es versuchten, nicht gelang, eine Injektion dieses Netzes zu erreichen, so wird dies — unserer Meinung nach — nur eine Frage der Zeit sein. Die von uns am Endocard des Schweineherzens injizierten Lymphgefässnetze gleichen jedenfalls nicht in geringstem Masse Mouchets Abbildung.

Was das an den Papillarmuskeln des Hundeherzens abgebildete Netz betrifft, müssen wir auch zugeben, dass es —

ebenfalls wie das Netz am Schweineendocard — in seiner Morphologie vor allem dem Purkinjeschen Netz gleicht, und ferner, dass wir nirgends an den zahlreichen Hundeherzen, wo eine Injektion des Lymphgefässnetzes ziemlich leicht und in grossem Umfang durchgeführt wurde, Bildungen gesehen haben, welche — auch nicht annähernd — Mouchets Abbildungen ähnlich waren. Es mag ja sein, dass es Mouchet gelungen ist, was uns nie gelang — das Purkinjesche Netz beim Hund zu injizieren. In diesem Falle wie in dem obigen wird ja wahrscheinlicherweise die Lösung der Frage erst durch mikroskopische Untersuchung der Mouchetschen Präparate zu erbringen sein. Es findet sich aber S. 450 ein Passus, welcher entschieden damit in Widerspruch stehen muss, dass Mouchet überhaupt Lymphgefässe beobachtet habe: „Il semble donc acquis que les lymphatiques sous-endocardiques ne donnent point naissance à des collecteurs qui auraient eux-mêmes un trajet sous-endocardique . . . . .“, denn sozusagen überall in unseren Präparaten sieht man — wo uns eine Injektion des Lymphgefässnetzes gelungen ist — mehrere oder wenigere sammelnde klappenhaltige und mit blossem Auge sichtbare Lymphgefässstämme, die an einer kürzeren oder längeren Strecke im Endocard verlaufen, ehe sie in die Tiefe hinabtauchen.

Wie schon erwähnt, wird einer der Autoren (Aagaard) später anderswo die ganze Frage von den Lymphgefässen des Herzens näher behandeln, und es wird dann Gelegenheit gegeben werden, diese und andere Angaben von Mouchet mehr ausführlich zu erörtern.

Das Resultat unserer Untersuchungen lässt sich zum Schluss in folgender Weise zusammenfassen:

Resumé:

1. Es ist uns gelungen, wie Lhamon und Cohn, aber in noch weiterem Umfange, die Bindegewebescheiden der

Muskelfäden im Atrioventricularbündel des Herzens beim Kalb, Ochsen, Schaf, Ziege und Pferd zu injizieren.

2. Die Injektionsmethode wird, was die genannten Herzen betrifft und in dem Umfange, worin sie von uns ausgeführt wurde, sowohl für eine makro- als auch für eine mikroskopische Darstellung des Atrioventricularbündels und dessen Endausbreitungen die beste Methode sein.

3. Die Tatsache, dass sich das Purkinjesche Netz injizieren lässt, ist an und für sich nichts Neues, indem schon Eberth und Belajeff im Jahre 1866 die Aufmerksamkeit dahin lenkte, dass sich dieses Netz wegen der umgebenden Bindegewebescheiden injizieren lässt.

4. Die in den anatomischen Hand- und Lehrbüchern enthaltene und auf Sappeys Angaben im wesentlichen fussende Darstellung von den Lymphgefässen des Ventrikelendocards ist fehlerhaft, indem das von Sappey als Lymphgefässe beschriebene Netz grösstenteils das Purkinjesche Netz ist.

Dem Direktor des normal-anatomischen Museums der Universität Kopenhagen, Herrn Prof. Dr. med. Fr. C. C. Hansen, möchten wir hierdurch für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der er uns das Laboratorium des Museums zur Verfügung gestellt hat, sowie für das Interesse, welches er an unserer Arbeit genommen hat, unseren besten Dank aussprechen. Auch bitten wir die Herren Prof. Dr. med. V. Henriques und Prof. A. V. Fölger für die gütige Überlassung des Tiermaterials, sowie Herrn Prof. Dr. med. J. Fibiger für die Erlaubnis, die mikro-photographischen Arbeiten am pathologisch-anatomischen Institut der Universität Kopenhagen auszuführen, unseren Dank zu empfangen.

Eingegangen im Februar 1914.

Literatur-Verzeichnis.

1. Aagaard, Über die Lymphgefässe der Zunge, des quergestreiften Muskelgewebes und der Speicheldrüsen des Menschen. Anatom. Hefte. I. Abt. 143. Heft. (Bd. 47. Heft 3.) 1913.
2. Aschoff, Über den Glykogengehalt des Reizleitungssystems des Säugetierherzens. Verhandl. d. Deutsch. Pathol. Gesellsch. 1908.
3. Bartels, P., Das Lymphgefässsystem. Jena 1909. Handb. d. Anatomie, herausg. v. Bardeleben.
4. Cohn, A. E, Observations on injection specimens of the conduction system in ox hearts. Heart. Vol. IV. No. 3. 1913.
5. Curran, E. J., A constant bursa in relation with the bundle of His; with studies of auricular connections of the bundle. Anat. Anz. 35. Jahrg. 1910. S. 89.
6. Eberth und Belajeff, Über die Lymphgefässe des Herzens. S. 124—131. 1 Taf. 3 Fig. Virchows Arch. Bd. 37. 1866.
7. Fahr, Zur Frage der atrioventrikulären Muskelverbindung im Herzen. Verhandl. d. Deutsch. Path. Gesellsch. 1912.
8. Gerota, Über Lymphscheiden des Auerbachschen Plexus myentericus der Darmwand. Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1896. II. S. 887—888 und Verh. d. Anat. Ges. 1896. S. 151—152.
9. Henle-Meissner, Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie im Jahre 1866. S. 142.
10. Holl, Makroskopische Darstellung des atrioventrikulären Verbindungsbündels am menschlichen und tierischen Herzen. Arch. f. Anat. u Entwickelungsgeschichte. Anat. Abt. 1912. S. 62.
11. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1902.
12. Lhamon, The sheath of the sino-ventricular bundle. Amer. journal of anatomy. 1912. Nr. 1. Vol. XIII. p. 55—70.
13. Mouchet, Les vaisseaux lymphatiques du coeur chez l'Homme et quelques Mammifères. Journal de l'Anat. et de la Physiolog. 1909. T. XLV. p. 433—458. 2 pl. 10 Fig.
14. Poirier et Charpy, Traité d'anatomie humaine. T. II. Paris 1909.

15. Purkinje, Mikroskopische neurologische Beobachtungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. Jahrg. 1845.
16. Renaut, Traité d'histologie pratique. Paris 1893.
17. Sappey, Manuel d'anatomie descriptive. Paris 1853. T. I.
18. — Traité d'anatomie descriptive. T. II. 1876.
19. — Description et Iconographie des vaisseaux lymphatiques chez l'homme et les vertèbres. Paris 1885.
20. Tawara, Das Reizleitungssystem des Säugetierherzens. Jena 1906.
21. Testut, Traité d'anatomie humaine. Paris 1911. T. II.
22. Wedl, Über die Lymphgefässe des Herzens. Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wissenschaften. 1871 math.-naturw. Cl. Bd. 64. p. 402—405.
23. de Witt, Lydia, Observations on the sino-ventricular connecting system of the mammalian heart. Anat. Record. Vol. 3. Nr. 9. Zit. nach Külbs: Das Reizleitungssystem im Herzen. Berlin 1913.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Taf. 10—11. Linker Ventrikel eines Schafherzens (Nr. 28). Injiziertes Purkinjenetz. Siehe Text S. 376.

Fig. 2. Taf. 10—11. Linker Ventrikel eines Kuhherzens (Nr. 1). Injiziertes Purkinjenetz. Siehe Text S. 376.

Fig. 3. Taf. 12—13. Rechter Ventrikel eines Kuhherzens (Nr. 1). Injiziertes Purkinjenetz. Siehe Text S. 377.

Fig. 4. Taf. 12—13. Linker Ventrikel eines Kalbsherzens (Nr. 3). Injiziertes Purkinjenetz.

Fig. 5. Taf. 16—17. Injiziertes Purkinjenetz am vorderen Papillarmuskel des linken Ventrikels. (Schaf Nr. 27.) Vergl. Text S. 380.

Fig. 6. Taf. 14—15. Injiziertes Purkinjenetz. Übergang des Purkinjeschen Fadens in die gewöhnliche Myocardiemuskulatur. Ziege Nr. 4. Linker Ventrikel. Hämatoxylin—v. Gieson-Hansen. Vergrösserung ca. 300 fach.

Fig. 7. Taf. 14—15. Injiziertes Purkinjenetz. Übergang des Purkinjeschen Fadens in die gewöhnliche Myocardiemuskulatur. Schaf Nr. 7. Linker Ventrikel. Hämatoxylin—v. Gieson-Hansen. Vergrösserung ca. 110 fach.

Fig. 8. Taf. 14—15. Das „Moderatorband" mit injiziertem rechten Crus des Atrioventrikularbündels. Kalb Nr. 5. Rechter Ventrikel. Hämatoxylin—v. Gieson-Hansen. Vergrösserung ca. 60 fach.

Fig. 9. Taf. 16—17. Quecksilberinjektion des Purkinjeschen Netzes im linken Ventrikelendocard eines Kalbsherzens (Nr. 13).

Man sieht die durchgeschnittene Ventrikelwand, sowie den vorderen Papillarmuskel im l. Ventrikel. Im Endocard des Papillarmuskels bemerkt man das mit Quecksilber gefüllte und deshalb ziemlich rundmaschige Purkinjesche Netz. Das Präparat ist in nat. Grösse wiedergegeben.

Fig. 10. Taf. 16—17. Quecksilberinjektion des Purkinjeschen Netzes und des His-Tawaraschen Bündels im l. Ventrikel eines Kalbsherzens (Nr. 16). Vergrösserung etwa 4 mal.

Nach oben sieht man Aortaklappen. Nach unten links den l. vorderen Papillarmuskel mit dem quecksilberinjizierten weitmaschigen Purkinjeschen Netze, das sich entlang und durch den falschen Sehnenfaden nach dem l. Crus

des His-Tawaraschen Bündels fortsetzt. Der untere Teil des Bündels ist gefüllt, so dass man hier das feinmaschige Netzwerk sieht. In einer Entfernung von den Aortenklappen verschwindet das Bündel in die Tiefe hinab.

Fig. 11. Taf. 16—17. Die Lymphgefässe des r. Ventrikel eines Schafendocards (Nr. 11). Die Figur ist mit 125facher Vergrösserung gezeichnet und danach bis zu 35facher Vergrösserung vermindert.

Die Richtung der Muskelbündel ist angegeben und man bemerkt, wie das Lymphgefässnetz unregelmässige, längliche Maschen bildet, die in schräger Richtung über die Muskelbalken hinüber ziehen, und ferner, wie die darunter gelagerten Muskelbündel das Lymphgefässnetz gewissermassen beeinflusst hat, indem ein Teil der die Maschen bildenden Gefässe in ihrer Richtung laufen. Wie man sehen wird, enthalten die Lymphgefässnetze nicht wenige Klappen und plötzliche Verengerungen; dann und wann bilden sich grössere klappenhaltige Sammelgefässe, die sich ausserhalb des abgebildeten Stückes mit anderen Gefässen von gleicher Grösse vereinen, um grosse abführende Stämme zu bilden, die als Regel eine grössere Strecke im Endocard verlaufen, ehe sie in die Tiefe hinabtauchen und sich die grösseren Blutgefässzweige anschmiegen. Man bemerkt ferner, wie die endocardialen Lymphgefässnetze überall mit den Lymphgefässnetzen der unten gelagerten Muskulatur in Verbindung stehen.

Fig. 12. Taf. 14—15. Injizierte endocardiale Lymphgefässe an beiden Seiten eines Purkinjeschen Fadens gelagert. Keine Injektion des Purkinjenetzes. Ziege Nr. 3. Rechter Ventrikel. Hämatoxylin—v. Gieson-Hansen. Vergrösserung ca. 200 fach.

Fig. 13. Taf. 14—15. Injizierte Lymphgefässe des Pferdeendocards.

Links sieht man mehrere kleinere Lymphgefässe und einen grösseren abführenden Stamm. Rechts findet sich ein nicht injizierter Purkinjescher Faden, nur durch eine dünne Bindegewebsschicht von der gewöhnlichen Myocardmuskulatur getrennt. Beobachte ferner die Dicke des Endocards, in welchem die Lymphgefässe gewöhnlich mehr oberflächlich als die Purkinjeschen Fäden gelagert sind. Pferd Nr. 2. Rechter Ventrikel. Hämatoxylin—v. Gieson-Hansen. Vergrösserung ca. 100 fach.

Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
Direktor: Geheimrat Prof. Dr. Wiedersheim.

EIN BEITRAG
ZUR
KENNTNIS DES VORKOMMENS UND DER BEDEUTUNG HYALIN-KNORPELIGER ELEMENTE IN DER SCLERA DER URODELEN.

VON

FRANZ STADTMÜLLER,
FREIBURG i. BR.

Mit 1 Abbildung im Text.

Technik.

Die Untersuchungen wurden angestellt mit Hilfe von Serienschnitten durch den Kopf oder nur die Orbita der Tiere. Das oft schon ältere Material war meist in Zenker-Formol gehärtet. Die Schnittebene liegt senkrecht zur Körperachse. Die Schnittdicke ist meist 20 μ, hin und wieder 10 μ. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin, bei manchen Schnittserien auch mit Eosin oder Orange G.

Die Messungen der Scleralknorpel führte ich in der Weise aus, dass ich den rostro-caudalen Durchmesser, „am distalen Rand gemessen", mit Hilfe der Zahl der Schnitte, welche den Knorpel zeigten, und der Schnittdicke berechnete. In entsprechender Weise fand ich den gleichen Durchmesser der Ringe, „am proximalen Rand gemessen", mit Hilfe der Zahl der Schnitte, welche den Knorpel zweimal getroffen enthielten. Aus beiden Massen berechnete ich als „mittleres Mass" das arithmetische Mittel. Den dorso-ventralen Durchmesser fand ich in einem den Bulbus ungefähr in der Mitte treffenden, willkürlich gewählten Schnitt durch Ausmessung mit dem Ocularmikrometer. Auch hier ermittelte ich das Mass „am distalen Rand" und „am proximalen Rand" und berechnete das „mittlere Mass" in gleicher Weise. Im Schnitt zeigen sich die Scleralknorpelringe meist als sichelförmige Bögen. Unter „Spannungsbreite" verstehe ich die Entfernung der proximalen von der distalen Spitze dieses Bogens, unter „Dicke" das Maximum der

Stärke der Ringe (Messrichtung senkrecht zur Oberfläche des Bulbus). Die Masse der „Spannungsbreite“ und der „Dicke“ fand ich aus dem gleichen Schnitt, mit dessen Hilfe ich auch den dorso-ventralen Durchmesser ermittelte.

Da die Masse an fixiertem Material gewonnen wurden, muss man die Schrumpfung berücksichtigen: Am lebenden Tier zeigen die Knorpel grössere Masse.

Zusammenstellung der bei den eigenen Untersuchungen benutzten Schnittserien.

			Gesamtlänge:	
Schnittserie	1:	Necturus maculatus, erwachsen, linke Orbita	240	mm
„	2:	Salamandra maculosa, Larve (Modell)	17	„
„	3:	Salamandra maculosa, Larve	23	„
„	4:	„ „ „	26,5	„
„	5:	„ „ „	35	„
„	6:	„ „ erwachsen	48	„
„	7:	„ „ „ Auge		
„	8:	Salamandra atra, Larve	28	„
„	9:	„ „ erwachsen	56	„
„	10:	Triton spec., Larve	5	„
„	11:	„ „ „	6	„
„	12:	„ „ „	10	„
„	13:	„ „ „	31	„
„	14:	„ „ erwachsen	104,5	„

Schnittserie 15:	Salamandrina perspicillata, Larve	18,5	mm
„ 16:	„ „ erwachsen	20	„
„ 17:	„ „ „	70	„
„ 18:	Amblystoma punctatum, Larve	34	„
„ 19:	„ „ erwachsen, linke Orbita	154	„
„ 20:	Plethodon cinereus erythronotus, erwachsen	28	„
„ 21:	Plethodon cinereus erythronotus, erwachsen	43	„
„ 22:	Plethodon cinereus erythronotus, erwachsen	75	„
„ 23:	Desmognathus fuscus, Larve	15	„
„ 24:	„ „ erwachsen	27	„
„ 25:	„ „ „	52	„
„ 26:	Spelerpes bilineatus, erwachsen	38	„

Ordnung des Stoffes.

A. Angaben über das Vorkommen von knorpeligen bzw. knöchernen Elementen in der Sclera des Vertebratenauges.

B. Eigentliche Behandlung des Themas.

I. Angaben über das Vorkommen von hyalinknorpeligen Elementen in der Sclera der recenten Amphibien, mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Urodelen.

II. Angaben über die topographischen Beziehungen der Scleralringe zum Cranium mit einer Beschreibung eines Wachsplattenmodelles vom Chondrocranium einer Salamandra maculosa-Larve von 17 mm Gesamtlänge.

Angaben über das Vorkommen von knorpeligen bzw. knöchernen Elementen in der Sclera des Vertebratenauges.

Die äussere Wandung des Bulbus des Vertebratenauges, die Sclera, ist eine rein mesodermale Bildung. In funktioneller Hinsicht bildet sie einerseits eine stützende und schützende Hülle für die perzipierenden Elemente und die ernährenden Gewebe des Bulbus, andererseits bietet sie den inneren und äusseren Augenmuskeln Angriffspunkte für Ursprung bzw. Insertion dar. Die Bindesubstanz kann in der Sclera entweder nur in Form von Bindegewebsfasern und Lamellen oder ausserdem auch in Form von Knorpel und Knochen auftreten. Es gibt übrigens keine Klasse der Vertebraten, in welcher ausschliesslich die eine oder nur die andere Art der Bindesubstanz vorhanden wäre. Wenn ausser Bindegewebe sich Knorpel und Knochen am Aufbau der Sclera beteiligen, so kommt darin eine spezifische Eigenart der einzelnen Klassen zum Ausdruck (A. Pütter), denn den Anforderungen an Festigkeit vermag in der Ausdehnung, die hier verlangt wird, auch das Bindegewebe allein gerecht zu werden. Das zeigen die Sclerae der Cetaceen, die zusammen mit der Opticusscheide eine extreme Mächtigkeit erreichen (Schutz gegen die plötzlichen, bedeutenden Druckschwankungen beim Tauchen, Zug der gewaltigen

Augenmuskeln). Hier wird die Festigkeit ausschliesslich durch Bindegewebe, das allerdings stark sclerotisiert und dadurch fast glashart ist, bewirkt. Nach der Ansicht Gegenbaurs bildet für die Sclera ein knorpeliger Zustand den Ausgangspunkt. Aus der Verbreitung des Scleralknorpels geht zweifellos hervor, dass er eine allgemeine Einrichtung war, und es entsteht die Frage, woher diese Skeletbildung stamme, besonders da bei Selachiern (Raja) Beziehungen zwischen dem Cranium und der verknorpelten Sclera bestehen (Gegenbaur). (S. S. 459.)

Bezüglich des Vorkommens knorpeliger bzw. knöcherner Elemente in der Sclera lässt sich nun in der Reihe der Vertebraten folgendes feststellen:

Bei Selachiern (Squaliden, Rajiden und Holocephalen) tritt das Bindegewebe im Aufbau der Sclera ganz zurück gegenüber dem Knorpelgewebe, das in Form dünnerer oder dickerer Platten überall zwischen den dünnen Bindegewebslamellen liegt. Bei einigen Formen (Mustelus, Trygon) sind der Grundsubstanz des Knorpels Kalkblättchen eingelagert, die bei Zygaena malleus eine beträchtliche Dicke erreichen.

Ebenso zeigt bei Ganoiden die Sclera viel Knorpel. Hier findet man auch das erste Auftreten von Ossifikationen, welche in Beziehung zur Sclera stehen. Bei Acipenser sturio zeigen sich dieselben aber noch in ziemlich indifferentem Zustand. Oben wie unten an der Scleralgrenze findet sich hier je ein dermales Knochenstück. Es überlagert teilweise die knorpelige Sclera und ist vollständig von der Conjunctiva umschlossen, durch deren Gewebe es auch vom Scleralknorpel geschieden wird. Betrachtet man diese Ossifikationen auch als Hautknochen (Conjunctivalknochen, H. Müller), die nichts mit der Sclera zu tun haben, so kann man nach der Ansicht von Gegenbaur doch nicht in Abrede stellen, dass solche Knochen, nur etwas tiefer eingedrungen, die Entstehung scleraler Verknöche-

rungen vorbereiten müssen [1]). Den meisten Ganoiden, wie auch den Petromyzonten und den Plagiostomen (ferner vielen Teleostiern, darunter fast allen Physostomen, und den Dipnoern), fehlen derartige Ossifikationen.

Bei den Teleostiern zeigen viele Gattungen reinen Knorpel in der Sclera, andere Knorpel und Knochen zusammen (ersterer direkt in letzteren übergehend [Esox]). Der Knorpel fehlt nur wenigen Formen, z. B. Anguilla und den Siluroiden, meist bildet er eine wesentliche Grundlage des Augengrundes, d. h. der hinter dem Äquator gelegenen Bulbusteile (wie er auch in diesem Abschnitte bei den Sauropsiden eine bedeutende Rolle spielt). Meist tritt bei den Teleostiern die allgemeine Tendenz zur Knochenbildung auch am Bulbus hervor, indem an Stellen, die grössere Festigkeit erfordern, Knochenplatten eingelagert sind. Diese Ossifikationen treten nicht mehr in oberflächlicher Lage wie bei den Ganoiden (Conjunctivalknochen bei Acipenser) auf, sondern zeigen in ihrer Entstehung eine deutliche Abhängigkeit von der des Scleralknorpels, indem die (echten) Knochenplatten stets an der Oberfläche des Knorpels entstehen. Der Knorpel unter ihnen kann erhalten bleiben oder schwinden. Es sind meist zwei halbmondförmige Platten an der Nasal- und Temporalseite des Bulbus vorhanden, die in grösserer Verbreitung bei Teleostiern auftreten. Interessant ist die in manchen Fällen bestehende beiderseitige Überlagerung des Knorpels durch den Knochen, wodurch sich Zustände wie bei anderen Skeletverhältnissen darbieten. Diese Scleralossifikationen (nasal und temporal gelegene Platten) fehlen vielen Teleostiern, darunter fast allen Physostomen (Ga-

[1]) Franz bringt die beiden conjunctivalen Knochenplättchen, die dorsal und ventral der Sclera bei Acipenser aufgelagert sind, in Beziehung zu den Ansätzen des Linsenmuskels und des Ligamentum suspensorium.

Franz, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Zeitschr. XL. Aus d. Zool. Inst. d. Univ. Breslau.

dus, Gasterosteus), wie auch ferner den Dipnoern, bleiben bei anderen Formen klein und nehmen in extremen Fällen (Thynnus, Xiphias) derart an Grösse zu, dass sie sich dorsal und ventral berühren, wodurch dann ein förmlicher Knochenring entsteht[1]). Auch die Dicke der Platten wechselt stark von ganz dünnen Lamellen bis zu starken Platten, die mit Markräumen und Spongiosa ausgestattet sind, wie bei Xiphias (Lauber)[2]).

Den Dipnoern fehlt jede Ossifikation der Sclera. Bei Protopterus, dessen Auge eine Mittelstellung zwischen dem der Ganoiden und dem der Urodelen einnimmt, weist die Sclera eine bis zum Äquator reichende Knorpelplatte auf.

In der Klasse der Amphibien tritt der Knorpel zurück; bei den Batrachiern finden sich im Augenhintergrund noch Knorpelbecher verschiedener Ausdehnung, und auch in der Sclera der Urodelen zeigen sich hyalinknorpelige, häufig pigmentierte Elemente. Ossifikationen, wie sie bei den fossilen Amphibien (Stegocephalen) in Form eines aus Knochenplatten bestehenden, die Cornea umkränzenden Rings nachgewiesen sind, zeigen die Sclerae recenter Amphibien nicht. Auf die hier herrschenden Verhältnisse werde ich später genauer eingehen.

Die Sclera der Sauropsiden ist zum Teil, zumal in ihrem hinteren Abschnitt (Saurier, Lacertilier, Chelonier, Crocodilier), knorpelig und besitzt in ihrem vorderen Abschnitt bei Sauriern, Scinken und Cheloniern einen Ring von zierlichen Knochenplättchen. Dieser ist, wie schon erwähnt, auch bei sehr vielen fossilen Amphibien (Stegocephalen) und auch fossilen Reptilien nachgewiesen, hat sich hier also erhalten und

[1]) Kühne, W., Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Unters. a. d. physiol. Inst. der Universität Heidelberg. II. Heft 1.

[2]) Lauber, Hans, Beitr. zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte. XVIII.

auf die Vögel vererbt[1]), bei letzteren aber finden sich häufig ausserdem noch hufeisen- oder ringförmige Knochenbildungen in der Umgebung des Opticuseintritts. Der erwähnte ererbte Scleralring besteht aus Knochenplatten, die sich dachziegelförmig mit dem seitlichen Rand überlagern und können bei Lacertiliern wieder in Sonderungen (alternierend kleinere und grössere) übergehen. Der Knochenring fehlt den Ophidiern, Plesiosauriern und Crocodiliern.

Bei den Mammaliern wird der Bulbus in der Regel in grösserer Ausdehnung als bei den übrigen Vertebraten von der knöchernen Orbitalwand umhüllt (am vollständigsten bei den Primaten). Hierin liegt wohl der Grund, dass sich im Bereich der Sclera keine knorpeligen und knöchernen Teile mehr entwickeln, sondern dass dieselbe nur fibröser Natur ist. Die einzige Ausnahme machen die Monotremen. Diese dokumentieren ihre primitive Organisation durch den Besitz von Scleralknorpel, der bei Echidna im ganzen Umfang dem Sclerabindegewebe eingelagert ist, bei Ornithorhynchus sich noch in Form einer Knorpelplatte zeigt[2]). Bei allen übrigen Säugetieren fehlen Knorpel wie Knochen in der Sclera völlig.

[1]) Die im Solnhofener Schiefer gefundene Archaeopteryx lithographica zeigt einen aus kleinen Knochenplatten gebildeten Scleralring.

[2]) Kühne, W., Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Unters. a. d. physiol. Inst. der Universität Heidelberg. II. Heft 1.

Eigentliche Behandlung des Themas.

I. Angaben über das Vorkommen von hyalinknorpeligen Elementen in der Sclera der recenten Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Urodelen.

Bei den recenten Amphibien finden wir bezüglich des Vorkommens hyalinknorpeliger Elemente in der Sclera in den verschiedenen Ordnungen wechselnde Verhältnisse.

Den Gymnophionen wird der Besitz von Knorpel in der Sclera allgemein abgesprochen, jedoch möchte ich bemerken, dass bisher nur Siphonops untersucht wurde. Nach C. Kohl (10) setzt sich die Sclera bei dieser Form aus sehr enggeschichteten feinen Bindegewebsfibrillen zusammen, Knorpeleinlagen und Pigmentierungen in ihr sollen niemals vorkommen. Auch V. Franz (11) erklärt die Sclera von Siphonops annulatus für rein bindegewebig. Über die Frage, ob in den Sclerae der Gymnophionen-Larven und denen der entwickelten Stadien der übrigen Formen Knorpeleinlagen auftreten, konnte ich in der Literatur nichts finden. Zu eigenen Untersuchungen fehlte mir das Material.

In den Sclerae der Anuren finden wir bei Fröschen und Kröten becherförmige Knorpeleinlagen verschiedener Ausdehnung. Nach Bronn (1) und Carrière (2) besitzen alle Batrachier eine „Knorpelkapsel". Die die innere Schicht der Sclera bildende Knorpellage ist nach den Untersuchungen von Helfreich am hinteren Pol des Bulbus beim Frosch am stärksten und nimmt nach vorn rasch ab, um kurz vor der Insertionsebene der geraden Muskeln mit einem abgerundeten Rande zu enden, dagegen zeigt die den äusseren Teil der Sclera bildende Bindegewebslage bezüglich ihrer an den verschiedenen

Stellen verschiedenen Dimension ein gerade umgekehrtes Verhalten. Die Angaben von E. Gaupp (9) decken sich mit denen von Helfreich und schildern sehr genau die Verhältnisse in der Sclera der Raniden [vgl. auch V. Franz (11)].

Während der Besitz knorpeliger Elemente in der Sclera den Batrachiern allgemein zuerkannt wird, sind die Kenntnisse über das Vorkommen von Knorpel in der Sclera der Urodelen unsicher und erweiterungsbedürftig.

Bronn (1), Carrière (2) und Kallius (8) sprechen den Urodelen allgemein knorpelige Elemente in der Sclera ab mit Ausnahme von Proteus [Fr. Leydig (1857)], Cryptobranchus [Schmidt, Goddart, J. v. d. Hoeven, Lauber (7)] [1]) und Menopoma [Fr. Leydig (1857)]. Ferner besitzt nach Angaben von Carrière (2) die Sclera von Siredon („und deshalb wahrscheinlich auch von Amblystoma") eine Knorpelkapsel. Nach V. Franz (11) ist diese bei Amblystoma 1883 von Berger beschrieben. Über die Verhältnisse bei Triton sind die Meinungen verschieden. Während A. Pütter (5) die Sclera hier für rein bindegewebig erklärt, spricht Carrière (2) vom Vorhandensein einer Knorpelkapsel. Bei Salamandra sind bisher keine knorpeligen Elemente in der Sclera beschrieben worden.

Bei der Herstellung eines Wachsplattenmodells des Knorpelcraniums einer 17 mm langen Larve von Salamandra maculosa fand ich nun in der Sclera sehr gut ausgebildete knorpelige Ringe. Dieser Befund erregte mein Interesse zunächst, weil diese knorpeligen Ringe beim erwachsenen, landlebigen Salamander nicht mehr nachzuweisen sind, also verschwinden müssen, und dann, weil ich in der Literatur eine im Hinblick auf diesen Befund sehr interessante Angabe fand: C. H. Eigenmann (6) konnte nämlich bei dem amerikanischen Höhlen-

[1]) Freilich bezweifelt V. Franz (11), dass dieser Knorpel bei Cryptobranchus überhaupt als Scleralknorpel aufzufassen ist.

salamander Typhlotriton spelaeus (Marble Cave) im Larvenstadium einen Knorpelstreifen nachweisen, nicht aber bei dem Erwachsenen, und äusserte die Ansicht, dass das Verschwinden des Knorpels wahrscheinlich mit der Metamorphose und nicht mit der Degeneration, der das Auge unterliegt, zusammenhänge.

Diese Verhältnisse veranlassten mich zu genauerer Durchsicht der Literatur und zu eigenen Untersuchungen an Serienschnitten von verschiedenen Urodelen, auch von Larven verschiedener Grösse; allerdings war letzteres Material bei den meisten Species nicht zu beschaffen (vgl. Zusammenstellung der bei den eigenen Untersuchungen benutzten Schnittserien, Seite 430).

An der Hand der Angaben älterer Autoren und auf Grund meiner Untersuchungen kann ich nun über diese Verhältnisse Genaueres aussagen bei folgenden Urodelen:

A. Ichthyoidea.
  I. Perennibranchiata (Phanerobranchiata).
    1. Proteus,
    2. Menobranchus (Necturus),
    3. Siredon (-Amblystoma),
    4. Typhlomolge.
  II. Derotremata (Cryptobranchiata).
    1. Cryptobranchus,
    2. Menopoma.

B. Salamandrida.
  I. Mecodonta.
    1. Salamandra,
    2. Triton,
    3. Salamandrina.
  II. Lechriodonta.
    1. Amblystoma (-Siredon),
    2. Plethodon,

3. Desmognathus,
4. Spelerpes,
5. Typhlotriton.

Im folgenden seien die Befunde bei den verschiedenen Species kurz angegeben:

A. Ichthyoidea.

I. Perennibranchiata (Phanerobranchiata).

1. Proteus.

Bronn (1), Carrière (2), Lauber (7), Kallius (8) und Franz (11) sprechen Proteus eine Knorpelkapsel in der Sclera zu. Nach Leydig[1]) hat das Auge des Proteus eine birnförmige Gestalt mit nach „vorn" (wohl distal!) gerichteter Spitze, welche die Cornea darstellt, während der hintere Teil der Birne als Sclera aufzufassen ist. In letzterer finden sich ein becherförmiger Scleroticalknorpel und ausserdem noch einzelne Fettzellen. M. Desfosses[2]) spricht auch von einer äusseren Umhüllungsschicht mit einigen Knorpellagen, „que l'on peut assimiler à la sclérotique". Die genauesten Angaben über Proteus macht C. Kohl (10). Nach diesem Autor wird bei Proteus die Sclera aus ungemein fest geschichteten Bindegewebsfasern gebildet, zwischen denen sich schon bei ziemlich kleinen Olmen in der hinteren Hälfte der Sclera Einlagerungen von einzelnen Knorpelzellen und Knorpelplättchen

[1]) Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853. S. 98 f.

[2]) Desfosses, M., De l'oeil du Protée. In: Compt. rend. des Sciences. T. 94. 1882.

finden; diese knorpeligen Elemente mehren sich bei zunehmendem Wachstum und bilden schliesslich im hinteren Drittel der Haut um das Auge einen geschlossenen Ring von sehr schwankender Breite. Bei einem sehr grossen Proteus hatte diese Verknorpelung einen so hohen Grad erreicht, dass fast die ganze hintere Hälfte der Sclera, bis nahe gegen den Äquator des Bulbus hin, einen Knorpelbecher einschloss, der im proximalen Augenpol nur eine Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven besass. Eine vollständige Verdrängung der bindegewebigen Elemente der Sclera durch Knorpel hatte aber nicht stattgefunden, sondern, wie sonst, so stellte sich auch hier dieser Scleroticalbecher nur als eine knorpelige Einlage in die Sclera dar, deren faserige Elemente sich noch in einer, auf der äusseren Seite allerdings sehr dünnen Schicht über die knorpeligen hinzogen. Auf Schnitten findet sich also der Knorpel der Sclera von der Chorioidea einerseits und den lockeren Bindegewebselementen resp. Fettzellen, in welche der Bulbus eingebettet liegt, andererseits je durch eine dünne Schicht straffer angelagerter Sclerafibrillen getrennt (vgl. auch Schlampp[1]). Der Scleralring zeigt in Form und Umfang sehr weitgehende individuelle Verschiedenheiten, doch besitzt auch er trotz alledem im allgemeinen bei alten Tieren eine höhere Ausbildung als bei jüngeren. Am inneren Pol des Auges ist diese Schale aus hyalinem Knorpel am dicksten, nach aussen zu nimmt sie an Dicke und Anzahl der Zellenlagen ab und geht gegen die Cornea hin in faseriges Bindegewebe über. In bezug auf den Bau des Scleralknorpels ist zu bemerken, dass er in hyaliner Grundsubstanz relativ wenige Zellen enthält.

[1] Schlampp, K. W., Das Auge des Grottenolms. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. 1892. Bd. 53. Heft IV. S. 537 ff.

2. Menobranchus (Necturus).

Über die Verhältnisse bei Menobranchus fand ich in der Literatur keine Angaben, jedoch hatte ich Gelegenheit zu eigenen Untersuchungen.

Bei einem eine Gesamtlänge von 240 mm aufweisenden Exemplar von Necturus maculatus (Schnittserie 1) fand ich in der Sclera des linken Bulbus, welche untersucht wurde, einen sehr gut entwickelten Knorpelring von folgenden Massen:

rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:		2640 μ,
mittleres Mass:		2530 μ,
am proximalen Rand gemessen:		2420 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	ca.	3000 μ,
mittleres Mass:	ca.	2500 μ,
am proximalen Rand gemessen:	ca.	2000 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:		775 μ,
ventral:		1115 μ;
Dicke:		
dorsal:		110 μ,
ventral:		105 μ.

Proximal von dem Knorpelring liegen mehrere Knorpelplättchen und -spangen von wechselnder, aber wesentlich geringerer Grösse eingesprengt.

3. Siredon (Amblystoma).

Nach Angaben von Carrière (2) besitzt Siredon („und deshalb wahrscheinlich auch Amblystoma“) eine Knorpelkapsel in der Sclera, die in ihrem Bau, in ihren Dimensionen und ihrer Lage ganz der bei Proteus entspricht.

Ich selbst untersuchte diese Form nicht.

Cf. Amblystoma (Siredon) S. 450.

4. Typhlomolge.

Nach V. Franz (11) besitzt die Sclera von Typhlomolge nur manchmal knorpelige Einlagerungen. C. H. Eigenmann (6) untersuchte die Augen von Typhlomolge rathbuni Steyneger. Er fand bei einem 90 mm Gesamtlänge aufweisenden Exemplar im linken Bulbus einen Knorpel gerade über dem Sehnerveneintritt. Dieser zeigte die Masse:

vertikaler Durchmesser:	160 μ,
rostro-caudaler Durchmesser:	204 μ,
Dicke:	96 μ.

Am dicksten war der Knorpel in der Nähe des Opticuseintritts. Der rechte Bulbus zeigte keinen Knorpel.

II. Derotremata (Cryptobranchiata).

1. Cryptobranchus.

Das Vorkommen von Knorpel in der Sclera von Cryptobranchus wird angegeben von Schmidt, Goddart und J. v. d. Hoeven [Bronn (1)], ferner von Carrière (2) und Lauber (7). Nach diesen Angaben weist der Skleralknorpel auch hier seine grösste Dicke am inneren Pol des Auges auf und zeigt sonst, was seine Form anlangt, das gleiche Verhalten wie bei Proteus. Der Knorpel enthält in hyaliner Grundsubstanz relativ wenige, häufig dunkelkörniges Pigment aufweisende Zellen. V. Franz (11) äussert allerdings Zweifel, ob dieser Knorpel, der bei Cryptobranchus „ganz monströse Dicke gewinnt“, überhaupt als Scleralknorpel aufzufassen ist.

2. Menopoma.

Menopoma sprechen Bronn (1), Carrière (2), Lauber (7) und Franz (11) einen Knorpelring in der Sclera zu.

Auch hier sind nach den Untersuchungen von Fr. Leydig (1857) die grossen Knorpelzellen in verschieden hohem Grade pigmenthaltig.

B. Salamandrida.

I. Mecodonta.

1. Salamandra.

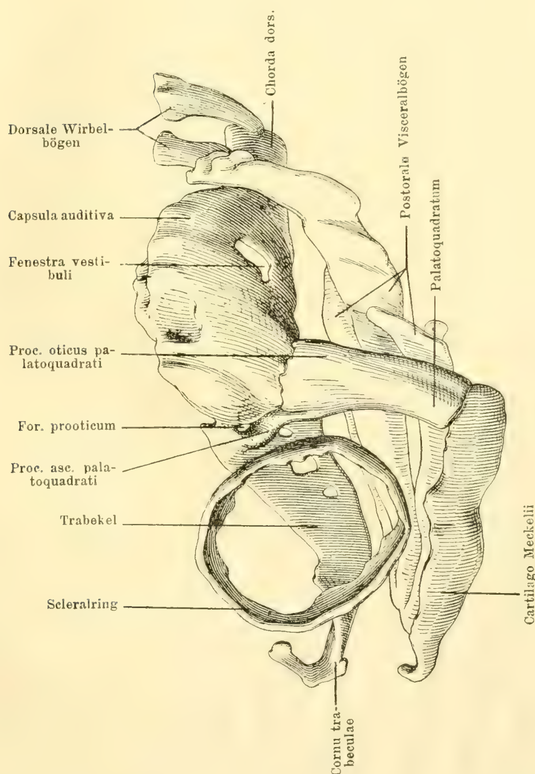
Wie bereits erwähnt, sind bisher bei Salamandra keine knorpeligen Elemente in der Sclera beschrieben worden. Bronn (1), Lauber (7), Carrière (2), Kallius (8) und A. Pütter (5) sprechen Salamandra solche ab. Da ich aber bei Larven sehr schön ausgebildete Knorpelringe vorfand, die die erwachsenen Tiere nicht mehr aufweisen, so stellte ich Untersuchungen an, deren Ergebnisse folgende sind:

Bei Salamandra maculosa fanden sich hyalinknorpelige Ringe bei verschiedenen Larvenstadien, und zwar von 17, 23, 26,5, 35 mm Gesamtlänge. Für drei derselben ergaben sich folgende Masse:

Für die Larve von 17 mm Gesamtlänge (Schnittserie 2):

	Bulbus	
	s.	d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	855 μ,	900 μ,
mittleres Mass:	788 μ,	855 μ,
am proximalen Rand gemessen:	720 μ,	810 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	880 μ,	910 μ,
mittleres Mass:	840 μ,	880 μ,
am proximalen Rand gemessen:	800 μ,	850 μ;

Spannungsbreite:		
dorsal:	250 μ,	180 μ,
ventral:	120 μ,	90 μ;
Dicke:		
dorsal:	20 μ,	25 μ,
ventral:	20 μ,	20 μ.



Textfigur 1.

Für die Larve von 26,5 mm Gesamtlänge (Schnittserie 4):

	Bulbus s.	Bulbus d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1260 μ,	1320 μ,
mittleres Mass:	1110 μ,	1200 μ,
am proximalen Rand gemessen:	960 μ,	1080 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1210 μ,	1120 μ,
mittleres Mass:	1000 μ,	980 μ,
am proximalen Rand gemessen:	790 μ,	840 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	320 μ,	280 μ,
ventral:	270 μ,	120 μ;
Dicke:		
dorsal:	20 μ,	20 μ,
ventral:	30 μ,	30 μ.

Für die Larve von 35 mm Gesamtlänge (Schnittserie 5):

	Bulbus s.	Bulbus d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1560 μ,	1560 μ,
mittleres Mass:	1290 μ,	1320 μ,
am proximalen Rand gemessen:	1020 μ,	1080 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1310 μ,	1280 μ,
mittleres Mass:	1115 μ,	1065 μ,
am proximalen Rand gemessen:	920 μ,	850 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	280 μ,	250 μ,
ventral:	400 μ,	400 μ;
Dicke:		
dorsal:	30 μ,	20 μ,
ventral:	40 μ,	30 μ.

Bei erwachsenen Exemplaren von Salamandra maculosa fand sich kein Knorpel. Auch ein ganz junges, eben zum Landleben übergegangenes Exemplar von der Gesamtlänge von nur 48 mm (Schnittserie 6) wies keine Spur von Knorpel in der Sclera mehr auf.

Von Salamandra atra zeigte eine Larve von 28 mm Gesamtlänge (Schnittserie 8) sehr gut entwickelte knorpelige Scleraringe von folgenden Massen:

	Bulbus	
	s.	d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	940 μ,	1120 μ,
mittleres Mass:	810 μ,	1000 μ,
am proximalen Rand gemessen:	680 μ,	880 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	885 μ,	1135 μ,
mittleres Mass:	917,5 μ,	1080 μ,
am proximalen Rand gemessen:	950 μ,	1025 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	400 μ,	325 μ,
ventral:	300 μ,	250 μ;
Dicke:		
dorsal:	55 μ,	35 μ,
ventral:	40 μ,	35 μ.

Ein erwachsenes Exemplar von Salamandra atra von 56 mm Gesamtlänge (Schnittserie 9) zeigte keinen Knorpel in der Sclera.

2. Triton.

Bezüglich Triton spec. stehen sich verschiedene Ansichten gegenüber.

A. Pütter (5) erklärt die Tritonensclera für rein bindegewebig, während Carrière (2) vom Vorhandensein einer Knorpelkapsel redet.

Ich selbst untersuchte vier Larven und ein erwachsenes Exemplar.

Eine Larve von nur 5 mm Gesamtlänge (Schnittserie 10) zeigte überhaupt noch keine Verknorpelungen.

Eine Larve von 6 mm Gesamtlänge (Schnittserie 11) wies verknorpelte Trabekel, Basalplatte und Visceralskelet auf, knorpelige Einlagerungen in der Sclera fehlten.

Ebenso liessen sich keine solchen bei einer Larve von 10 mm Gesamtlänge (Schnittserie 12) finden.

Eine Larve von 31 mm Gesamtlänge (Schnittserie 13) wies gut entwickelte Scleralknorpelringe auf von folgenden Massen:

	Bulbus	
	s.	d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1320 μ,	1280 μ,
mittleres Mass:	1200 μ,	1110 μ,
am proximalen Rand gemessen:	1080 μ,	940 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1185 μ,	1115 μ,
mittleres Mass:	1115 μ,	1048 μ,
am proximalen Rand gemessen:	1045 μ,	980 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	150 μ,	145 μ,
ventral:	210 μ,	165 μ;
Dicke:		
dorsal:	20 μ,	20 μ,
ventral:	15 μ,	20 μ.

Ein erwachsener Triton spec. (Schnittserie 14) liess keine Spur von Knorpel mehr in der Sclera erkennen.

3. Salamandrina.

Von dieser in der Literatur bezüglich des Sclerabaues nicht besonders berücksichtigten Species konnte ich Material zu eigenen Untersuchungen beschaffen.

Leider war eine Larve von 18,5 mm Gesamtlänge (Schnittserie 15) zu schlecht fixiert, die Schnitte erwiesen sich als vollkommen unbrauchbar für die Untersuchung. Weitere Larven konnte ich nicht beschaffen.

Bei einem kiemenlosen Exemplar von Salamandrina perspicillata von 20 mm Gesamtlänge[1]) (Schnittserie 16) fand ich deutliche Knorpelringe in der Sclera, als deren Masse sich folgende ergaben:

	Bulbus	
	s.	d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	920 μ,	920 μ,
mittleres Mass:	840 μ,	850 μ,
am proximalen Rand gemessen:	760 μ,	780 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	755 μ,	750 μ,
mittleres Mass:	680 μ,	688 μ,
am proximalen Rand gemessen:	605 μ,	585 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	120 μ,	100 μ,
ventral:	100 μ,	115 μ;
Dicke:		
dorsal:	20 μ,	20 μ,
ventral:	30 μ,	20 μ.

[1]) Ich nehme an, dass dies Exemplar erst vor sehr kurzer Zeit zum Landleben übergegangen war.

Ein grösseres erwachsenes Exemplar von Salamandrina perspicillata von 70 mm Gesamtlänge (Schnittserie 17) zeigte keine Spur von Knorpel mehr in der Sclera.

II. Lechriodonta.

1. Amblystoma (-Siredon).

Carrière (2) vermutet bei Amblystoma im Hinblick auf die Beziehungen zu der Siredon-Form, welche Scleralknorpel besitzt, eine Knorpelkapsel. Nach V. Franz (11) ist diese 1883 von Berger beschrieben.

Ich untersuchte eine Larve und ein erwachsenes Exemplar.

Die Larve von Amblystoma punctatum von 34 mm Gesamtlänge (Schnittserie 18) zeigte Knorpelringe von folgenden Massen:

	Bulbus s.	Bulbus d.
rostro-caudaler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	860 μ,	1040 μ,
mittleres Mass:	550 μ,	750 μ,
am proximalen Rand gemessen:	240 μ,	460 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:		
am distalen Rand gemessen:	1115 μ,	1095 μ,
mittleres Mass:	690 μ,	810 μ,
am proximalen Rand gemessen:	265 μ,	525 μ;
Spannungsbreite:		
dorsal:	465 μ,	425 μ,
ventral:	530 μ,	450 μ;
Dicke:		
dorsal:	45 μ,	25 μ,
ventral:	25 μ,	20 μ.

Der untersuchte linke Bulbus eines kiemenlosen Exemplars von Amblystoma punctatum von 154 mm Gesamtlänge (Schnitt-

serie 19) wies ebenfalls sehr gut entwickelte knorpelige Scleralringe von folgenden Massen auf:

rostro-caudaler Durchmesser:	
am distalen Rand gemessen:	2180 μ,
mittleres Mass:	1190 μ,
am proximalen Rand gemessen:	200 μ;
dorso-ventraler Durchmesser:	
am distalen Rand gemessen:	2340 μ,
mittleres Mass:	1100 μ,
am proximalen Rand gemessen:	145 μ;
Spannungsbreite:	
dorsal:	1265 μ,
ventral:	1320 μ;
Dicke:	
dorsal:	65 μ,
ventral:	55 μ.

Bei der Larve, wie beim erwachsenen Tier, zeigen die Scleralknorpelringe insofern etwas Besonderes als sie eine auffallende Spannungsbreite besitzen und ihr distaler und proximaler Rand weniger zugeschärft ist, als dies bei den übrigen Salamandriden der Fall ist. Ferner weisen hier die Scleralknorpel mehrere Foramina (Durchmesser ca. 60—120 μ) für den Durchtritt von Gefässen auf, besonders bei dem erwachsenen Tier in der Umgebung des proximalen Randes, welcher ja die hier auffallend kleine Öffnung für den Eintritt des Sehnerven bildet.

2. Plethodon.

Da ich bezüglich dieser Species auch keine besonderen Angaben in der Literatur fand, schritt ich zu eigenen Untersuchungen, leider standen mir aber nur erwachsene Exemplare zur Verfügung.

Ich untersuchte solche von 28, 43 und 75 mm Gesamt-

länge (Schnittserien 20, 21, 22), fand aber bei keinem Exemplar Knorpel in der Sclera.

3. Desmognathus.

Auch bezüglich dieser Species wies die Literatur keine Angaben auf. Eigene Untersuchungen an einer Larve und zwei erwachsenen Exemplaren ergaben folgendes:

Bei einer 15 mm Gesamtlänge aufweisenden Larve von Desmognathes fuscus (Schnittserie 23) konnte ich keine Knorpelzellen in der Sclera erkennen. Ich möchte annehmen, dass die Scleralverknorpelungen erst später zur Entwickelung kommen, denn auch das Chondrocranium zeigt hier noch eine niedere Stufe der Ausbildung (siehe auch über Triton S. 26).

Ein erwachsenes Tier von 27 mm Gesamtlänge (Schnittserie 24) wies keine Ringe von hyalinem Knorpel auf, aber es zeigten sich Knorpelspangen. Diese liegen der Sclera eingelagert in der dorsal-medialen Begrenzung des Bulbus und steigen im hinteren Teil etwas herab. In rostro-caudaler Richtung hat diese schmale Spange im linken Bulbus eine Ausdehnung von ca. 1070 μ. Im rechten Bulbus ist die Knorpeleinlage zweimal unterbrochen, so dass sie aus drei dicht aufeinander folgenden Plättchen besteht, welche in rostro-caudaler Richtung ca. 160 μ, 220 μ und 540 μ messen. Die Breite ist im Durchschnitt 50 μ, die Dicke im Durchschnitt 50 μ. Auf Grund der Befunde bei den anderen Salamandriden möchte ich annehmen, dass die Scleralknorpel hier wie bei dem kiemenlosen Exemplar von Salamandrina perspicillata (Schnittserie 16, siehe S. 27) in der Rückbildung begriffen, aber noch nicht völlig rückgebildet sind, weil das Tier erst vor sehr kurzer Zeit zum Landleben übergegangen war.

Ein 52 mm Gesamtlänge aufweisendes Exemplar von Desmognathus fuscus (Schnittserie 25) zeigte keine hyalinknorpeligen Elemente in der Sclera.

4. Spelerpes.

Das Fehlen jeglicher Angaben bezüglich dieser Species in der Literatur veranlasste mich zur Untersuchung eines erwachsenen Spelerpes bilineatus. Larven konnte ich leider nicht erhalten.

Bei dem untersuchten Exemplar von 38 mm Gesamtlänge (Schnittserie 26) fand ich keinen Knorpel in der Sclera.

5. Typhlotriton.

Das Auge von Typhlotriton spelaeus Steyneger ist genauer von C. H. Eigenmann (6) beschrieben. Dieser fand bei einer Larve ein schmales knorpeliges Band in der Sclera, das nahezu die ventrale Wand des Bulbus umgibt. Bei einer Larve von 35 mm Gesamtlänge zeigte dies Band die Masse:

Breite:	ca. 30 μ,
Dicke:	16 μ.

Von den Sclerae erwachsener Exemplare zeigte nur die Sclera von einem Spuren von Knorpel. Im rechten Bulbus eines erwachsenen Exemplares von 103 mm Gesamtlänge wurde ein an der oberen Fläche des Auges lokalisierter Knorpel gefunden, von den Massen:

Länge:	nicht mehr als 40 μ,
Breite:	60 μ,
Dicke:	ca. 36 μ.

Sonst erwies sich die Sclera als sehr dünn und zeigte keine Besonderheiten. Bei den beiden anderen erwachsenen Exemplaren fehlte jede Spur von Knorpel. Nach der Ansicht Eigenmanns steht das Fehlen dieses Knorpels beim erwachsenen Typhlotriton wahrscheinlich in keinem Zusammenhang mit der Degeneration, der das Auge unterliegt, sein Vorhandensein ist wahrscheinlich ein larvales Charakteristikum, welches verschwindet während der Metamorphose, wie die Kiemen.

II. Angaben über die topographischen Beziehungen der Scleralringe zum Cranium mit einer Beschreibung eines Wachsplattenmodells vom Chondrocranium einer Salamandra maculosa-Larve von 17 mm Gesamtlänge.

Über die topographischen Beziehungen der Scleralringe zum Cranium möchte ich einige Angaben machen in Anlehnung an ein von mir nach der Bornschen Wachsplattenmethode hergestelltes Modell des Primordialcraniums einer Salamandra maculosa-Larve von 17 mm Gesamtlänge. (Ossifikationen sind bei diesem jungen Stadium noch nicht vorhanden.)

Zunächst soll eine kurze Beschreibung [1]) dieses bei 50 facher Vergrösserung hergestellten Modells folgen (Schnittserie 2, siehe die Abbildung, welche das Modell in Lateralansicht in $^2/_3$ seiner Grösse darstellt, bei S. 445).

Neuro- und Splanchnocranium weisen auf dieser Stufe der Entwickelung bereits eine hohe Ausbildung auf. Trabekel, Basalplatte und Ohrkapsel sind gut entwickelt, die Geruchskapsel ist in Bildung begriffen.

Das Neurocranium zeigt im chordalen Teil folgende Verhältnisse. Die parachordalen Knorpel sind untereinander ventral von dem rostralen Chordaende zur Basalplatte verschmolzen. Mehr caudalwärts schliessen die Parachordalia die Chorda, welche selbst erhalten und nicht verknorpelt ist, zwischen sich ein. Die Basalplatte geht ohne Grenze in die parachordalen Knorpelmassen des Rumpfes über, so dass das Cranium noch nicht gegen die Wirbelsäule abgegrenzt ist. Der hintere Teil der Basalplatte bildet als Occipitalplatte den Hauptteil der Regio occipitalis. Von diesem erheben sich seitlich die Occipitalpfeiler, welche dorsal mit der Ohrkapsel verschmelzen. Die rostrale Grenze der Regio occipitalis wird gebildet von dem

[1]) Eine genauere Beschreibung dieses Modells soll an anderer Stelle erfolgen.

durch die eben erwähnte Vereinigung des Occipitalpfeilers mit der Gehörkapsel umschlossenen Foramen metoticum s. jugulare (Vagusgruppe). Im rostralen Teil des chordalen Abschnitts geht der Knorpel des Planum basale über in den mesotischen und dieser wieder in den periotischen Knorpel, der das Gehörorgan in Form der Capsula auditiva umschliesst. Die durch die eben angeführten Knorpelmassen gebildete Regio otica des Craniums ist caudal durch das vorher erwähnte Foramen metoticum gegen die Regio occipitalis, rostral durch das Foramen prooticum (n. trigeminus) gegen die Trabekel abgegrenzt (s. Abbildung). In der lateral-basalen Wand der Ohrkapsel sind die Fenestra vestibuli (ovalis), sowie rostralwärts davon und mehr medial die Foramina n. hyomandibularis und n. palatini ausgespart. Die Fenestra vestibuli ist auf diesem Entwickelungsstadium häutig verschlossen, ein Operculum also noch nicht ausgebildet. Die mediale Wand weist mehrere Öffnungen auf für den Ductus endolymphaticus, den N. facialis, den N. acusticus und den Ductus perilymphaticus. Dorsal besteht bei diesem Stadium keine knorpelige Verbindung beider Ohrkapseln durch ein Tectum synoticum. An dem sich rostralwärts angliedernden prächordalen Teil des Craniums wäre zunächst die Regio orbito-temporalis zu besprechen. In dieser wird die seitliche Wandung des Cavum cranii durch die Trabekel gebildet. Diese nehmen ihren Ursprung aus dem vorderen Teil der Basalplatte (Balkenplatte) und erstrecken sich an Mächtigkeit abnehmend rostralwärts. Sie zeigen oralwärts eine nur geringe Convergenz und schliessen zwischen sich das Cavum cranii, das sich so bis vorn zwischen die Nasensäcke erstreckt, das Cranium dokumentiert sich eben als eines vom platybasischen Typus. Der caudal-dorsale Teil der Trabekel ist durch eine Spange mit der Ohrkapsel verbunden. Diese Spange bildet die dorsale Begrenzung des vorher erwähnten Foramen prooticum (s. Abbildung). Die Trabekel zeigen drei Foramina, durch

welche der N. opticus, die Augenmuskelnerven und Gefässe hindurchtreten. An der Basis zeigt das Cranium in dieser Region die Fenestra basicranialis anterior, welche auf diesem Stadium oral noch keinen Abschluss hat, dieser kommt erst durch die spätere Entwickelung des Planum internasale zustande. Der vorderste Abschnitt der Trabekel bildet mit den Cornua trabecularum die erste solide Grundlage für die Geruchskapsel. Dieser Teil des Craniums, die Regio ethmoidalis, wird gegen die Regio orbito-temporalis durch den Processus antorbitalis abgegrenzt. Nach abgelaufener Entwickelung bildet er mit dem dorsal und lateral von den Nasensäcken zur Entwickelung kommenden perirhinischen Knorpel die Begrenzung des Foramen orbito-nasale mediale und der Fenestra choanalis (basalis). Am vorderen Ende der Trabekel stellen dorsal aufsteigende Knorpelspangen die ersten Anlagen der medialen Wände der Nasenkapsel dar (siehe Abbildung). Diese beiderseitigen Spangen schliessen zwischen sich das Cavum internasale ein. Der Boden dieses Hohlraumes wird gebildet durch das Planum internasale, das auf diesem Stadium in seiner ersten selbständigen, von den Trabekeln noch getrennten Verknorpelung auftritt. Zusammen mit den Cornua trabecularum bilden die erwähnten dorsalwärts gerichteten Spangen einen Teil der Begrenzung des Foramen apicale und der Fenestra narina, zweier erst auf späterer Entwickelungsstufe durch Vereinigung jener Spangen mit dem übrigen perirhinischen Knorpel zustande kommender Öffnungen.

Das Splanchnocranium ist ebenfalls gut ausgebildet. Der erste oder orale Visceralbogen, der Kieferbogen, besteht aus zwei Gliedern, dem proximalen Palatoquadratum und der distalen Cartilago Meckelii. Das Palatoquadratum lagert sich dem Neurocranium an und steht mit diesem in Verbindung durch mehrere Fortsätze, den Processus oticus (zur lateralen Wand der Ohrkapsel) und den Processus ascendens (zum cau-

dalen, dorsalen Teil der Trabekel vor der Ohrkapsel) (s. Abbildung). Der Suspensorialapparat des Visceralskelets wird also allein vom Palatoquadratum dargestellt. Die beiderseitigen Cartilagines Meckelii verschmelzen vorn miteinander. Von den postoralen Visceralbögen zeigt der Hyoidbogen eine Copula und ein Hyale, an dem eine Trennung in Hypo- und Keratohyale noch nicht deutlich ist. Die übrigen postoralen Visceralbögen oder Branchialbögen sind ventral durch die Copula (Basibranchiale), welche caudalwärts in den Copulastiel übergeht, verbunden. Seitlich an die Copula anschliessend sind ein Hypobranchiale I und II erkennbar. Diesen schliessen sich dann noch die Keratobranchialia I—IV an. Bei dem behandelten Stadium ist es zu einer deutlichen Abgrenzung der einzelnen Glieder der Branchialbögen noch nicht gekommen.

Der hyalinknorpelige Ring in der Sclera, der uns ja hier in seiner topographischen Beziehung zum Cranium besonders interessiert, liegt seitlich von der Trabekel in der Orbito-temporalbucht, die er fast ganz ausfüllt. Seine Ebene ist zur Medianebene geneigt, und zwar in einem solchen Grade, dass schätzungsweise der rostro-caudale Durchmesser einen Winkel von ca. 22°, der dorso-ventrale Durchmesser einen solchen von ca. 14° mit der Medianebene bildet. Die Entfernung der distalen Ränder der beiderseitigen Ringe beträgt:

am dorsalen Pol gemessen: ca. 1,18 mm,
am rostralen Pol gemessen: ca. 1,38 mm,
am ventralen Pol gemessen: ca. 1,74 mm,
am caudalen Pol gemessen: ca. 2,04 mm.

Angaben über Form, Bau, Genese, Verschwinden und Bedeutung der Scleraknorpel bei den Urodelen.

Die Form der Scleralknorpel bei den Urodelen ist bei den verschiedenen Species verschieden. In den meisten Fällen

treten sie als Ringe von wechselnder Mächtigkeit auf, so bei Proteus, Menobranchus, Siredon, Cryptobranchus, Menopoma, Amblystoma (Larven und erwachsene Tiere), Salamandra-, Triton- und Salamandrina-Larven. Bei anderen Species erscheinen die Knorpelzellen in die Sclera in Form einer Spange, eines Bandes oder einer Platte eingelagert[1]), so bei Typhlomolge rathbuni Steyneger (Platte über Opticuseintritt), Desmognathus (Spange im dorsal-medialen Abschnitt der Sclera), und bei Typhlotriton spelaeus Steyneger (Larve: schmales Band in der ventralen Wand des Bulbus, erwachsener Typhlotriton: kleine Platte in der dorsalen Wand des Bulbus). Soweit der Knorpel in Form eines Ringes auftritt, begrenzt er das Foramen opticum sclerae meist mit einem verdünnten, zugeschärften Rand, dann verdickt er sich rasch auf das Maximum seines Volums, um sich distalwärts allmählich wieder zu verdünnen. Von Carrière (2) wird dies Verhalten bei Proteus, Siredon (-Amblystoma), Cryptobranchus und Menopoma beschrieben. Bei den übrigen untersuchten Species zeigt der Ring das Maximum seiner Dicke ungefähr in der Mitte seiner Breite, wenigstens fällt eine besondere Mächtigkeit in dem das Foramen opticum sclerae begrenzenden Teil des Ringes nicht auf. Distal reicht der Knorpel bis über die Insertionszone der geraden Augenmuskeln hinaus, aber nicht bis an den Hornhautrand.

In bezug auf den Bau des Scleralknorpels ist zu bemerken, dass er in hyaliner Grundsubstanz nur wenige Zellen enthält. Hier und da lassen sich in ihm deutlich Faserzüge wahrnehmen; in den Zellen, stellenweise auch in der Grundsubstanz des Knorpels liegt feinkörniges Pigment (V. Franz). Diese chromatophore Eigenschaft der Knorpelzellen ist besonders bei Cryptobranchus (häufig dunkelkörniges Pigment, Schmidt,

[1]) Ich bezweifle aber, dass uns hier eine vollkommene Form der Knorpel entgegentritt, und möchte annehmen, dass es sich um Verhältnisse handelt, die durch beginnende Rückbildung bedingt sind.

Goddart, J. v. d. Hoeven) und Menopoma (Leydig) festgestellt.

Nach diesen Betrachtungen müssen wir uns nun der Frage nach der Genese dieser Knorpeleinlagerungen in der Sclera der Urodelen zuwenden. Nach Gegenbaurs Ansicht bildet, wie schon erwähnt, ein knorpeliger Zustand für die Sclera den Ausgangspunkt, und geht aus der Verbreitung des Scleralknorpels zweifellos hervor, dass er eine allgemeine Einrichtung war. Es entsteht also die Frage, woher diese Skeletbildung stamme, besonders da bei Selachiern (Raja) Beziehungen zwischen dem Cranium und der verknorpelten Sclera bestehen. Hier steht nämlich der Bulbus an seiner hinteren Circumferenz mit einem von der seitlichen Schädelwand hinter dem Foramen nervi optici entspringenden, schlanken, terminal bald knopfförmigen, bald mehr abgeplatteten Knorpelstab in eigentümlicher Gelenkverbindung; bei Ganoiden und Teleostiern findet sich häufig an Stelle jenes Knorpelapparates ein fibröses Haltband (Wiedersheim). Im Hinblick auf diese Verhältnisse bei Selachiern drängt sich uns die Frage auf, welcher Natur dieser Scleralknorpel sei, ob primordialer oder sekundärer. E. Gaupp hat in seinem Rostocker Vortrag (Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Rostock, 1906, S. 24) die Möglichkeit geäussert, dass der Knorpel zum Primordialcranium gehört, gewissermassen ein vorgeschobener Teil des Primordialcranium, wie das Auge selbst ein vorgeschobener Teil des Gehirns, ist, ebenso in seiner „Anatomie des Frosches“ (Bd. 3, S. 777). Schaffer (12) betrachtet den Knorpel neuerdings aber als „sekundären“ Knorpel. Um hier Klarheit zu schaffen, wäre festzustellen, ob etwa durch die Scleralscheide des Nervus opticus eine Verbindung zwischen dem Knorpel des Primordialcraniums (vom Foramen nervi optici an) und dem Knorpel der Sclera hergestellt wird [1]). Prinzipiell würde dann die Frage

[1]) In den langen Augenstielen der Jugendformen von Tiefseeteleostiern kommen Knorpelstäbe als Stützen vor (Brauer).

lauten: Ist der Scleralknorpel ein Teil der Anlage des Primordialcraniums? Verhält sich das so, dann wäre auch die Vagina fibrosa des Opticus nicht eine Dural-, sondern eine Cranialscheide.

Ich möchte verweisen auf die Angaben von C. Kohl über die Verhältnisse bei Proteus (S. 440 u. 441) und auf meine Angaben über die bei Triton (S. 447—449). Bei dieser Species suchte ich nach Beziehungen zwischen Cranium und Scleralknorpeln, fand aber bis jetzt keine solchen. Ich bin somit zurzeit nicht in der Lage, die Frage nach der Genese der Scleralknorpel beantworten zu können, und mache mir weitere Untersuchungen in dieser Richtung an frischem Material (Triton) zur Aufgabe.

Ein Verschwinden der Scleralknorpel bei Urodelen ist bisher meines Wissens nur für Typhlotriton spelaeus Steyneger von C. H. Eigenmann (6) beschrieben worden. Nach der Ansicht dieses Autors steht es hier nicht mit der vorliegenden Degeneration des Auges im Zusammenhang, sondern wahrscheinlich mit der Metamorphose. Diese Vermutung macht meinen Befund bei Salamandra, Triton und Salamandrina zu einem besonders interessanten, weil uns zweifellos hier, wo eine Degeneration des Auges sicherlich nicht vorliegt, ein Schwinden der Scleralknorpel auffallen muss. Während ich bei einer Larve von Salamandra maculosa von 35 mm Gesamtlänge (Schnittserie 5) sehr schön ausgebildete Scleralringe fand, konnte ich bei einem erwachsenen, eben zum Landleben übergegangenen Exemplar (Gesamtlänge 48 mm, Schnittserie 6) keinen Knorpel mehr in der Sclera finden. Auch die Sclera älterer Salamander erwies sich als durchaus knorpelfrei. Entsprechend sind meine Befunde bei Salamandra atra (S. 447), Triton (S. 447—449) und Salamandrina (S. 449 u. 450). Die Angaben von Bronn (1), Carrière (2) und Kallius (8), die allen Urodelen, mit Ausnahme von Proteus, Siredon (-Amblystoma), Cryptobranchus und Menopoma, Scleralknorpel absprechen,

lassen vermuten, dass diese Autoren nur erwachsene Tiere untersucht haben. Scheinbar liegt der Zeitpunkt des Verschwindens des Knorpels dem des Übergangs vom Wasser- zum Landleben sehr nahe, der Vorgang hängt also wohl mit der Veränderung der Lebensweise dieser Formen zusammen. Der Modus desselben bedürfte genauerer Untersuchung an frischem Material.

Schliesslich wäre noch einer etwaigen funktionellen Bedeutung der Scleralknorpel zu gedenken. Wenn wir nicht in ihrem Auftreten bloss eine Reaktion auf den bei kleinen Augen zur Verfügung stehenden grossen Orbitalraum erblicken wollen, infolgedessen an Knorpel nicht gespart zu werden braucht [vgl. Franz (11) bezüglich des Scleralknorpels bei Cryptobranchus], so sind vielleicht folgende Überlegungen am Platze.

Zunächst liegt der Gedanke, dass die Knorpeleinlagerungen in der Sclera vielleicht der Erhöhung ihrer Festigkeit dienen könnten. Es wäre hier zu denken an den Druck des umgebenden Wassers, vielleicht auch an Druckschwankungen beim Aufenthalt der Tiere bald in höheren, bald in tieferen Regionen. Ferner könnte man wohl den Scleralknorpelring für ein Gebilde, das eine für den Ansatz der äusseren und inneren Augenmuskeln besonders geeignete Zone des Bulbus formiert, halten. Schliesslich dürfte man sich vielleicht vorstellen, dass diese Knorpel Gebilde sind, welche einen hier und da notwendig werdenden Umbau des Auges ermöglichen: Im Ruhezustand des Auges liegt bei den Larven der Amphibien eine relative Myopie vor. Dies hängt offenbar mit dem Wasserleben zusammen, das nasse Element setzt einer rascheren Fortbewegung viel grösseren Widerstand entgegen als die dünne Luft, und ist nirgends, wie diese, auf so grosse Strecken durchsichtig (Th. Beer).

Der Übergang vom Wasser- zum Landleben, also vom Leben im optisch dichteren zum Leben im optisch dünneren Medium, den manche Formen der Amphibien im Laufe ihrer

Entwickelung durchmachen, übt selbstverständlich eine Wirkung auf die Brechungsverhältnisse aus. Die in das Auge einfallenden Strahlen werden nach dem Übergang zum Landleben stärker als vorher gebrochen, es besteht im Ruhezustand des Auges eine Steigerung der Myopie gegenüber dem früheren Refraktionszustand beim Aufenthalt im Wasser. Vielleicht würde nun die Natur aus Zweckmässigkeitsgründen hier einen Umbau des Bulbus bewerkstelligen, um diese Myopie des Auges in eine „relative Hypermetropie" zu korrigieren.

Die Rückbildung der starren Knorpeleinlagerungen in der Sclera könnte nun möglicherweise einen Umbau des Auges in diesem Sinne zustande bringen, denn es wäre denkbar, dass die Scleralknorpel dem Sehorgan durch besondere Formgebung einen besonderen Charakter gäben, der sich bei ihrem Verschwinden in der Weise umwandelte, dass die Länge der Augenachse eine Veränderung erfahren würde[1]).

Zusammenfassung.

Das Vorstehende kurz zusammenfassend, möchte ich folgendes bemerken:

Bei Menobranchus ist das Vorhandensein von Scleralknorpeln in Form von Ringen festgestellt.

Bei den Larven von Salamandra maculosa, Salamandra atra, Triton spec., Salamandrina perspicillata, Desmognathus fuscus[2]) sind Scleralknorpel gefunden (nach bisherigen An-

[1]) Allerdings könnte die Refraktionskorrektur auch durch Veränderung Feuchtigkeitsgehalt) der lichtbrechenden Teile des Bulbus erfolgen.

[2]) S. S. 30.

schauungen fehlten sie diesen Formen), und ihr Verschwinden im Laufe der Entwickelung ist nachgewiesen.

Für die Form Amblystoma ist der Besitz von Knorpelringen in der Sclera bei der Larve und auch beim erwachsenen Tier festgestellt.

Die Verhältnisse bei Triton, über welche die bisherigen Ansichten [Carrière (2), Pütter (5)] geteilt waren, sind durch Nachweis des Vorkommens von Scleralringen bei Larven und des Fehlens derselben bei erwachsenen Tieren erkannt.

Lebensweise	Species	Verhalten des Scleralknorpels
I. Gruppe: ständig wasserlebig	Proteus, Menobranchus Siredon Cryptobranchus Menopoma [1])	Scleralknorpel dauernd vorhanden
II. Gruppe: teils wasserlebig teils landlebig	Amblystoma Typhlomolge Triton	Verhalten der Scleralknorpel wechselnd
III. Gruppe: Larven: wasserlebig erwachsene Tiere: landlebig	Salamandra Salamandrina Plethodon [2]) Desmognathus [2]) Spelerpes [2]) Typhlotriton	Larven [2]): Scleralknorpel vorhanden erwachsene Tiere: Scleralknorpel verschwunden

[1]) Menopoma geht auch, aber nur sehr kurze Zeit auf das Land.

[2]) Soweit sie untersucht sind! Für die nicht untersuchten Larven einiger Species (Plethodon, Desmognathus, Spelerpes) möchte ich das Vorkommen von Scleralknorpel vermuten.

Bei den Species Plethodon und Spelerpes ist für das erwachsene Tier das Fehlen hyalinknorpeliger Elemente in der Sclera festgestellt.

Die Ansicht C. H. Eigenmanns (6) bezüglich Typhlotriton, dahingehend, dass das Schwinden der Scleralknorpel nicht mit einer Degeneration des Auges zusammenhänge, findet in den Befunden bei Salamandra, Triton und Salamandrina, also bei Formen, bei denen von einer Degeneration des Bulbus nicht die Rede sein kann, eine wesentliche Stütze. Man darf wohl die Persistenz des Knorpels, beziehungsweise sein Schwinden in Zusammenhang bringen mit ökologischen Momenten. Dies wird bei Durchsicht vorstehender Zusammenstellung verständlich:

Von den in der II. Gruppe angeführten Formen schliesst sich Amblystoma der I., Triton und scheinbar auch Typhlomolge der III. Gruppe an[1]).

Es bleibt Aufgabe weiterer Untersuchungen, die Natur der Scleralknorpel und die Art und Weise ihres Verschwindens festzustellen.

---

[1]) S. die einzelnen Angaben auf S. 440 ff.

Benutzte Literatur.

1. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. VI. 2. Amphibien. Leipzig und Heidelberg 1873—1878.
2. Carrière, J., Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig 1885.
3. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
4. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. VII. Aufl. Jena 1909.
5. Graefe und Saemisch, Handbuch der Augenheilkunde. Bd. II. 1. Abteilg. X. Kap.: A. Pütter, Organologie 1908.
6. Eigenmann, C. H., Cave Vertebrates of America, a Study in degenerative Evolution. Washington 1909.
7. Lauber, H., Anatomische Untersuchungen des Auges von Cryptobranchus japonicus. Anatomische Hefte. I. Abt. Bd. XX. H. LXIV/LXV. 1903.
8. Kallius, E., Sehorgan, Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte. XII. 1902.
9. Ecker-Gaupp, Anatomie des Frosches. Braunschweig 1896.
10. Kohl, C., Rudimentäre Wirbeltieraugen. In „Bibliotheca zool.", herausgegeben von R. Leuckart und C. Chun. Cassel 1892.
11. Franz, V., Sehorgan. Lehrbuchs der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, herausg. von Prof. Dr. A. Oppel. Jena 1913.
12. Schaffer, J., Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. XXXIII. H. 101. 1907.
13. Gaupp, E., Die Entwickelung des Kopfskelets. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere von Oskar Hertwig. Bd. 3. 6. Kap. 1905.
14. Plessen, J. v. und Rabinovicz, J., Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München 1891.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Würzburg.

ZUR ENTWICKELUNG UND HISTOPHYSIOLOGIE DES DOTTERSACKES DER NAGER MIT ENTYPIE DES KEIMFELDES UND ZUR FRAGE DER SOGEN. RIESENZELLEN NACH UNTERSUCHUNGEN BEI DER WEISSEN VARIETÄT DER HAUSMAUS

VON

DR. MED. T. ASAI,
NAGOYA (JAPAN).

Mit 25 Abbildungen im Texte und 14 Abbildungen auf den Tafeln 18/20.

Inhaltsverzeichnis.

Erklärung der Abbildungen des Textes und den Tafeln 18—20[1]).

(Bei allen Figuren bedeutet m = mesometral, am = antimesometral).

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

a. = äussere Schicht der Decidua capsularis.
ah. = Amnioshöhle.
all. = Allantois.
am. = antimesometrale Wand des Uterus bezw. -richtung.
amn. = Amnios.
bg. = Blutgefässe.
bi. = Blutinseln.
bl. = Mütterliche Blutextravasate.
cho. = Chorion.
d. = Darmanlage.
dc. = Decidua capsularis.
dec. = Decidua.
decz. = Deciduazellen.
dg. = Dottergang.
dgw. = Dottergangwand.
dsh. = Dottersackhöhle.
dsp. = parietales Blatt des Dottersackes.
dsv. = viscerales „ „ „
ebg. = embryonale Blutgefässe.
ect. = Ectoderm.
en. = Entoderm.
epl. = Ektoplacentarhöhle.
eptc. = Ectoplacentarconus.
et. = Embryotrophe.
exc. = Exocoelom.
gdsv. = glatter Teil des visceralen Dottersacklattes.

1) S. a. u. S. 639.

gs. = Grenzschicht.
het. = Hämoglobinembryotrophe.
i. = innere Schicht der Decidua capsularis.
k. = Kern.
m. = mesometrale Uteruswand bezw. -richtung.
mi. = mittlere Schicht der Decidua capsularis.
mdg. = Mündung des Dottersackganges.
mu. = Muskelschicht der Uteruswand.
n. = Nabelstrang.
ne. = neugebildetes Uterusepithel.
nul. = neues Uteruslumen.
nuw. = neue Uteruswand.
p. = Placenta.
qex. = Querschnitt der Embryoextremitäten.
rdc. = Reste der Decidua capsularis.
rdg. = Reste des Dottersackganges.
rz. = Riesenzellen.
ue. = Uterusepithel
uh. = Uterushöhle.
ut. = Umschlagsstelle des visceralen und parietalen Dottersackblattes.
uuw. = unveränderte Uteruswand.
z. = Zotten.
za. = Zottenanlage des visc. Dottersackblattes.
zdsv. = Zottenteil des visc. Dottersackblattes.

Einleitung.

Obwohl darüber kaum mehr ein Zweifel bestehen kann, dass auch der Dottersack der Säugetiere, nicht bloss der der meroblastischen Vertebraten, für die Ernährung des Embryos ein wichtiger Apparat ist, wie dies auch bereits viele Forscher unter Anwendung der verschiedenen Methoden nachgewiesen haben, so ist dennoch die spezielle Entwickelungsgeschichte des Dottersacks und seine Histophysiologie bei verschiedenen Spezies noch ungeklärt geblieben.

Über die Entwickelung des Dottersackes bei der Maus und über seine Bedeutung für die Hämoglobinresorption und die Ernährung des Embryos in früheren Stadien der Trächtigkeit (5. bis 8. Tag) hat Sobotta berichtet. Auf seine Veranlassung habe ich „die weitere Entwickelungsgeschichte und Histophysiologie des Dottersackes, sowie die Blutgefäss- und Blutzellenbildung in der Dottersackwand der Maus“ eingehender studiert.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. Sobotta, unter dessen Leitung ich die unten veröffentlichten Untersuchungen im anatomischen Institut zu Würzburg ausgeführt habe, für die Anregung zu dieser Arbeit, für das überaus reichliche zur Verfügung gestellte Material und für die mannigfache Unterstützung durch Rat und Tat während der Ausführung meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank zum Ausdruck bringen. Auch dem Vorstand des anatomischen Instituts in Würzburg,

Herrn Professor O. Schultze, sage ich für Überlassung eines Arbeitsplatzes hiermit meinen Dank.

Als bekannt möchte ich die Angaben über die Entwickelung der Maus von Selenka (28), Duval (6), G. Burckhard (3), Goldmann (13) und von Sobotta (31—36) vorausschicken, deren Veröffentlichungen mir manches bei meinen Untersuchungen erleichterten.

Anfangs wollte ich nur die phylogenetischen und histophysiologischen Verhältnisse des Dottersackes systematisch studieren, doch hielt ich es im Laufe der Untersuchungen für nötig, mein Thema zu erweitern, namentlich mit Rücksicht auf die letztgenannte Frage.

In meiner Arbeit unterscheide ich zwei Perioden der Entwickelung des Dottersackes: vor und nach der Placentarbildung, d. h. die Stadien vor und nach der Ausbildung der Nabelgefässe in der Allantois. Die Allantois der Maus stülpt sich zunächst vom hinteren Teil der Embryonalanlage aus ins Exocölom als solider, kegelförmiger, rein mesodermaler Fortsatz, dann geht sie allmählich in einen dreieckigen (im Schnitt), mesometralwärts gerichteten Körper mit breiter Basis über, der mit dem Chorion und mit der damit verwachsenen basalen Fläche des Ectoplacentalconus in Berührung tritt. Endlich vascularisiert sich diese solide Allantoisanlage und darauf kommt es zur Placentarbildung. Bis zu der Zeit also, wo die Allantois sich an das Chorion des Ectoplacentalconus anlegt, besteht in der Keimblase keine unmittelbare Beziehung zwischen mütterlichen und fetalen Gefässen, sondern die Embryonalbildungen grenzen an Blutextravasate, die sich in der Wand der Eikammer finden, d. h. des von der decidual umgewandelten Schleimhaut des Uterus gebildeten Höhlung, in welcher die Fruchtblase gelegen ist, wie es schon meine Vorgänger beschrieben haben.

Wie schon bekannt, wird die ursprüngliche Keimhöhle der Maus dadurch zur Dottersackhöhle, dass vom Ectoplacental-

conus aus, welcher den mesometralen Abschnitt der Keimblase bildet, eine starke cylindrische Wucherung, der sog. Eicylinder, in die Keimhöhle vorspringt. An seiner, der ursprünglichen Keim- oder jetzigen Dottersackhöhle zugekehrten Oberfläche differenziert sich eine Zellage, das Dotterentoderm von Sobotta, als viscerales Blatt des durch den Vorgang der Entypie des Keimfeldes eingestülpten Dottersacks.

Dieses viscerale Blatt des Dottersackes überkleidet bis zum Ende des achten Tages mit charakteristischen, hochcylindrischen Zellen die Seitenflächen des Eicylinders, d. h. den ausserembryonalen Bezirk, während es am antimesometralen Pol des Cylinders, d. h. im Bezirk der Embryonalanlage in die ganz platten Zellen des embryonalen Entoderms übergeht. Allmählich jedoch wird das viscerale Dottersackblatt durch die Entwickelung der Embryonalanlage und die Einschnürung des Dotterganges vom Embryo abgetrennt, und bildet nun vollständig geschlossen den den Embryo und das Amnion umgebenden abgeplatteten Dottersack, dessen Visceralblatt vom Parietalblatt nun nur noch durch einen schmalen Zwischenraum getrennt wird. Das Parietalblatt des Dottersackes dagegen hat sich schon anfangs stark ausgedehnt, verläuft abgeplattet an der Innenfläche der Reichertschen Membran, die ectodermaler [1]) Abkunft ist, dicht neben dem Visceralblatt und hängt nur in der Ectoplacentalgegend mit ihm zusammen (vgl. dazu Sobotta l. c.).

Diese beiden Blätter des Dottersacks zeigen sich je nach dem Stadium der Entwickelung nicht gleichartig, sondern sie sind von verschiedener Struktur (z. B. Anlageverhältnisse des visceralen Blattes, Zottenbildung in dem der Placenta näherem Teile usw.). Deshalb muss man die ganze Gravidität hindurch das Material untersuchen, wenn man die Verhältnisse der Entwickelung des Dottersackes und seine Histogenese studieren will.

[1]) Throphoblastischer — Hubrecht.

Bekannt ist, dass nicht alle Forscher in der Darstellung der Natur und Abkunft der Riesenzellen an der Aussenfläche der Keimblase bzw. zwischen dieser und der Eikammerwand übereinstimmen; jedoch in bezug auf ihre charakteristische Fähigkeit, die Ernährung des Embryos zu fördern, sind sie sich fast alle einig.

Aber trotzdem, dass die Riesenzellen eine so wichtige Rolle für die Ernährung des Embryos spielen, habe ich über diesen Punkt doch nur relativ unvollständige Veröffentlichungen in der Literatur gefunden. Wenn man aber die Frage des Dottersackes und seiner Ernährungsfunktion genau studieren will, so muss man sich zuerst mit diesen Riesenzellen beschäftigen, die schon in frühen Stadien der Tragezeit zwischen Reichertscher Membran und der bereits stark gewucherten Decidua vorhanden sind und so eine frühzeitige Verbindung zwischen mütterlichem und fetalem Organismus darstellen. Im späteren Stadium der Schwangerschaft verschwinden sie fast gänzlich oder haben wenigstens ihre Rolle ausgespielt, während das durch ihre Tätigkeit veränderte Decidualgewebe noch nicht ganz aufgelöst ist.

Durch die Arbeiten von Kolster und Disse ist die Riesenzelle als ein Ernährungsorgan für den Embryo erkannt und gleichzeitig auch die Decidua als Ernährungsmaterial für den Embryo beschrieben worden, doch war die Beschreibung dieser Autoren in mehrfacher Hinsicht noch unvollständig.

Als morphologisch nachweisbare Nahrungsstoffe für den Embryo sind durch die hervorragende Arbeit von Goldmann (13) (welche ich als bahnbrechend auf diesem Gebiete betrachten möchte) Eisen (Hämoglobin), Fett, Glycogen usw. festgestellt worden. Will man also die Ernährungsfähigkeit des Dottersackes für den Embryo genau studieren, so muss man vorher mindestens die Verbreitung der morphologisch nachweisbaren Hauptnahrungsstoffe im mütterlichen Körper (Uterus) genau unter-

sucht haben, um dann erst zu einer eingehenden Betrachtung des „Dottersacks und der Placenta als Ernährungsapparat" übergehen zu können.

Aus den im vorigen angeführten Gründen will ich nicht nur über mein Hauptthema „Über die Entwickelung des Dottersackes der Nager mit Keimblattinversion (Entypie des Keimfeldes) und seine Bedeutung für die Ernährung des Embryos" sprechen, sondern auch über die Riesenzellenfrage im Zusammenhang mit der Auflösung der Decidua, die Neubildung der Uterusdrüsen, ferner über die Verteilung des Glycogens im Uterus und insbesondere in der Decidua einige Beobachtungen hinzufügen, da dieses alles in einem festen Zusammenhang steht.

Ausserdem werde ich auch noch über die Entwickelung der Blutgefässe sowie über die Blutzellenbildung in der Dottersackwand einiges hinzufügen, weil deren erste Anlagen (Blutinseln) auf der inneren Fläche des Visceralblattes des Dottersackes sich zeigen und nachher durch ihre Knospenbildung und Verzweigung auf der ganzen inneren Fläche des Dottersackes ausgebreitet sind, also beim Studium der Dottersackstruktur nicht übergangen werden dürfen.

Methode und Material.

Die Materialbeschaffung war für mich ohne Schwierigkeit, da Herr Professor Sobotta sich bereits seit 20 Jahren mit der Untersuchung der Entwickelungsgeschichte der Maus ununterbrochen befasst. Dadurch konnte ich an gut beweisenden Schnittserien alle Entwickelungsstadien in der Zeit vom 7. Tage bis kurz vor der Geburt, also fast 14 Tage, untersuchen.

Zur Konservierung des Materials verwandte ich bei den gewöhnlichen Übersichts- und Detailpräparaten immer Zenker-

sche Flüssigkeit. Vorsichtig muss das der Bauchhöhle entnommene Material behandelt werden, um die Kontraktion der glatten Muskulatur in der Kälte zu vermeiden. Das zu untersuchende Objekt (Uterus mit Embryonalanschwellungen) wird auf einem Hölzchen festgesteckt oder festgebunden und dann so einige Minuten in die Konservierungsflüssigkeit gelegt. Auf diese Weise bekommt man tadelloses, gerade gespanntes, nicht durch postmortale Kontraktion der Muskulatur verzerrtes Material. Nach einer $^1/_4$ Stunde löst man das Präparat von der Unterlage und nach weiteren 20 Minuten etwa schneidet man dann mit der Schere oder dem Rasiermesser zwischen den Uterusanschwellungen durch.

Bei der Konservierung des graviden Uterusgewebes und des Embryo ist mit der äussersten Sorgfalt zu verfahren, wie auch Kolster (17) darüber schreibt: „Die Fixierung von Eiern mit der Hülle nebst Placenta ist im allgemeinen ein Prozess, der sehr leicht misslingt und dem daher sehr viel Sorgfalt gewidmet werden muss."

„Um sicher zu gehen, dass die erhaltenen Präparate auch wirklich die tatsächlichen Verhältnisse wiedergeben, müssen gleichzeitig verschiedene Fixierungsflüssigkeiten in Anwendung gebracht werden, und nur diejenigen Präparate sind gutzuheissen, welche nach verschiedener Behandlung gleiche Resultate ergeben."

Selbstverständlich sind für den speziellen Zweck ausser der genannten Flüssigkeit noch andere anwendbar, doch kann ich behaupten, dass die Zenkersche die einzig brauchbare für allgemeine Zwecke, d. h. für Übersichtspräparate ist. Für die Konservierung des blutreichen, weichen, gegen Reagentien wenig widerstandsfähigen Gewebes ist es nämlich Hauptbedingung, schnell und gleichmässig zu konservieren, und für solche Zwecke ist die Zenkersche Flüssigkeit am besten geeignet.

Wie ich in der nachfolgenden Beschreibung noch genauer berichten werde, habe ich daher auch nur bei der Anwendung der Zenkerschen Flüssigkeit Resultate erhalten, die das Parietalblatt des Dottersackes und die Reichertsche Membran mit Sicherheit bis zur Geburt als noch vorhanden zeigen. Während durch Behandlung mit dieser Flüssigkeit die genannten Bildungen, die sich kurz vor der Geburt bedeutend verdünnt haben, noch deutlich sichtbar blieben, zeigten andere Flüssigkeiten, z. B. Flemmings Gemisch, Folsche, Hermannsche, Müllersche Flüssigkeit und Müllers Formol-Gemisch, nur ausnahmsweise die am Placentalrande liegenden dickeren Abschnitte, aber nicht die Bildungen in ihrem ganzen Umfang, woraus man schliessen könnte, dass diese zum Teil zugrunde gegangen wären.

Obwohl schon viele Forscher mit reicher Erfahrung Präparate unseres Untersuchungsobjektes angefertigt haben, so finden sich doch fast nirgends ganz einwandfreie Darstellungen und Abbildungen.

Zum Fettnachweis habe ich ausser der Sudanfärbung Flemmings, Hermanns und Fols Flüssigkeit verwendet. Ich fand unter ihnen die letztere als die für meine Zwecke geeignetste, mit Hilfe derer ich die verhältnismässig gleichmässigsten Resultate erzielte (wahrscheinlich infolge der leichteren Durchtränkung der Gewebe). Namentlich für die Behandlung des Materials späterer Stadien halte ich diese Methode für wesentlich vorteilhafter ob die stärkeren Osmiumgemische, denn die Uteruswand ist dann schon bedeutend dünner geworden und deshalb kann die Flüssigkeit relativ leicht ihre Wirkung auf die zunächstliegenden beiden Blätter des Dottersackes ausüben und in die Embryonalgewebe gleichmässig eindringen.

Gemische wie die stärker osmiumhaltige Hermannsche Flüssigkeit sind weniger empfehlenswert, weil das mit ihnen

fixierte Gewebe durch das Osmium zu dunkel gefärbt wird, so dass sich von ihm die Drüsengranula kaum abheben. Auch ich habe anfangs z. B. mit Osmiumsäure dunkelgefärbte Fetttröpfchen im Epithel manchmal für Drüsengranula gehalten; in der Tat sind schwach gefärbte Fetttröpfchen und etwas intensiv mit Osmium gefärbte Drüsengranula nicht sicher voneinander zu unterscheiden.

Material für Glycogenfärbung nach der Bestschen Methode habe ich, der Vorschrift entsprechend, mit 90%igem Alkohol fixiert, weil das Glycogen selbst in Wasser sehr leicht löslich ist. Nach meiner Erfahrung möchte ich jedoch die Zenkersche Flüssigkeit als brauchbares Fixierungsmittel auch für Glycogenpräparate empfehlen, da ich bei den so fixierten Präparaten immer schöne und tadellose Resultate erhalten habe, die denen nach Alkoholfixierung nicht nachstanden. Dazu kommt der Vorteil der besseren Formerhaltung der Präparate gegenüber der Alkoholfixierung (Schrumpfung).

Zur Darstellung der Drüsengranula habe ich u. a. Müller Formol-Gemisch angewandt, das die Drüsengranula auch dann deutlich wahrnehmen lässt, wenn die Anwendung von Zenkers Flüssigkeit in dieser Hinsicht versagt.

Die Zenkersche Methode ist hierfür besonders in den vorgeschrittenen Stadien der Gravidität nicht verwendbar, da die Granula, welche durch die anderen Mittel als deutliche Körner in der Zottengegend (siehe unten S. 562) und in den Epithelzellen selbst dargestellt werden, sich durch Eisenhämatoxylin z. B. nur sehr schwer färben lassen.

Ausser dem oben erwähnten Müller-Formol-Gemisch habe ich zur Darstellung der Drüsengranula in den Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes auch noch Osmiumsäure-Gemisch, und zwar die „Folsche Lösung“ mit Erfolg als Konservierungsflüssigkeit verwendet. Durch sie erzielte ich immer schöne tadellose Resultate, namentlich gelang es mir

bei den mit diesem Osmiumsäure-Gemisch fixierten Präparaten durch Färbung mit Safranin besonders schöne Drüsengranula darzustellen, bei denen nicht allein die kleinsten Granulationen sichtbar waren, sondern der gesamte Funktionszustand der drüsigen Epithelzellen deutlich hervortrat.

Aus den oben erwähnten Tatsachen kann man erkennen, welche Fixierungsflüssigkeiten man für die Darstellung der Drüsengranula des Dottersackepithels der Maus nehmen soll, und dass dabei die Hauptsache ist: „für die Darstellung der Drüsengranula immer womöglich mehrere Methoden anzuwenden"; erst dadurch ist es möglich, auch die ersten Anzeichen der drüsigen Funktion der Epithelzellen festzustellen. Wegen folgender Umstände fällt die Darstellung der Drüsengranula sehr verschiedenartig aus: 1. wegen des jeweiligen Funktionszustandes; 2. weil bei den Eisenhämatoxylinpräparaten sich manchmal die Hämoglobinschollen in den Epithelzellen auch als schwarze Körnchen darstellen, so dass man sie von den Drüsengranula nur sehr schwer unterscheiden kann (und diese Methode bei Präparaten im späteren Stadium der Gravidität überhaupt versagt); 3. bei den Osmium-Safranin-Präparaten werden die Drüsengranula so dargestellt, dass die Granula der Zelle je nach ihrem Funktionszustande und je nach der Osmiumwirkung nicht immer gleichmässig von Safranin gefärbt sind, sondern durch die Osmiumreaktion oft nur schwarzgrau oder grau-rot usw.; 4. Müllers Formol- und Eosinhämatoxylinpräparatmethode ist zwar sehr vorteilhaft, gibt leider aber nicht so klare Resultate.

Nach Fixierung des Materials erfolgte das Auswaschen zuerst in Wasser, und zwar bei Zenker und bei Flemming 24 Stunden und bei Müller-Formol 6 Stunden; darauf, wie gewöhnlich, Härtung in immer höherprozentigem Alkohol.

Bei der Nachbehandlung mit Alkohol habe ich mit 50%igem begonnen und die Schnitte dunkel aufbewahrt. Um die Wirkung

der Konservierungsflüssigkeit überall möglichst gleichmässig zu gestalten, habe ich die beiden Seiten des angeschwollenen Uterus mit dem Rasiermesser vorsichtig abgeschnitten, wodurch die Eikammer geöffnet wurde. Bei Material älterer Stadien habe ich stets noch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse des Uterushornes hinzugefügt. Dabei muss man aber sehr vorsichtig sein, damit der bereits stark ausgebildete und isolierte Embryo durch den Schnitt nicht aus seiner Hülle herausstürzt und dadurch auch das sehr dünnwandige parietale Blatt des Dottersackes zerrissen wird.

Zum Einbetten habe ich mich des Paraffins, Celloidins oder beider kombiniert bedient.

Für unsere Zwecke ist jedoch die Celloidineinbettung die vorteilhaftere, weil bei der Anwendung der beiden anderen Einbettungsmethoden Schrumpfungen nur schwer zu vermeiden sind.

Für frühere Stadien dagegen, z. B. bis zum 10. Tag der Gravidität, ist es gleichgültig, ob die Paraffin-, Celloidin- oder die kombinierte Methode bei der Einbettung angewandt wurde, da dann die angeschwollene Schleimhautschicht des Uterus noch bedeutend dicker und auch der Embryo noch nicht so stark entwickelt ist. Bei dem Material in den vorgerückteren Stadien dagegen kann man nach meiner Erfahrung nur noch die Celloidineinbettung verwenden, weil dann die Hüllen des Embryo, Dottersackwand und Uteruswand, schon sehr dünn geworden sind.

Nur bei Anwendung dieser Methode habe ich regelmässig Präparate erhalten, welche sowohl genau die natürliche Lage und das gegenseitige Verhältnis der beiden Blätter des Dottersackes usw. zeigten, als auch alle histologischen Strukturen, was sonst unmöglich war.

Deshalb habe ich bis zu 10tägigem Material alle drei Me-

thoden angewandt, für Schnittserien aus den letzten Stadien der Gravidität dagegen nur Celloidin.

In der Regel habe ich bei Paraffin- oder Paraffincelloidinpräparaten Schnitte von 7 μ Dicke, bei dem in Celloidin eingebetteten Material solche von 10—15 μ Dicke angefertigt. Doch habe ich für den speziellen Zweck auch bei den Celloidinpräparaten 7—8 μ dicke Schnitte hergestellt. Bei diesem Einbettungsmaterial ist es jedoch nicht immer leicht, so dünne Serienschnitte zu erhalten.

Als Schnittrichtung habe ich stets den Querschnitt senkrecht zur Längsachse des Uterushornes gewählt und dabei immer das ganze angeschwollene Stück des Uterushorns in Serie geschnitten. Von grösster Bedeutung ist die Schnittrichtung für das Material aus den früheren Stadien (bis zu 10 Tagen), da die Embryonalanlage während dieser Zeit noch sehr wenig entwickelt und das umhüllende Deciduagewebe noch dicker ist; für das Material aus den späteren Stadien dagegen ist die Schnittrichtung nicht mehr so wesentlich, wenn die Serienschnitte nur immer senkrecht zur Längsachse des Uterushornes angelegt sind.

Die gegenseitigen Beziehungen der Dottersackentwickelung, der Bildung und Auflösung der Decidua capsularis und der Neubildung der Uterushöhle lassen sich nur an den ganzen Schnittserien erkennen. Die letzteren beiden Punkte zeigen am medialen Teile des angeschwollenen Uterus ein ganz anderes Verhalten als am lateralen. Während an den seitlichen Teilen die Decidua capsularis sich bereits spurlos aufgelöst zu haben scheint, zeigt sie sich dafür am medialen Teile nur wenig in ihrer Struktur verändert, und doch muss es da noch verschiedene Übergangsstadien geben, auf die ich später auch noch genauer eingehen werde. Es ist also für die technische Ausführung nicht allein die Schnittrichtung von Wichtigkeit, sondern auch die Anfertigung von Serienschnitten, die den

angeschwollenen Uterusabschnitt in seiner ganzen Ausdehnung umfassen, unerlässliche Vorbedingung.

Die Bestimmung des Schwangerschaftsstadiums an dem jeweils zur Verfügung stehenden Material ist wohl das schwierigste an der ganzen Untersuchung, da, wie schon Kolster und andere berichtet haben, selbst die nebeneinander liegenden Uterusanschwellungen vielfach nicht das gleiche Entwickelungsstadium zeigen.

Zur Färbung der Schnitte habe ich für die allgemeine Untersuchung, d. h. für die Übersichtsbilder und für den Nachweis der Hämoglobinresorption in den Epithelzellen des visceralen Blattes des Dottersackes und für die Histogenese der embryonalen Blutzellen (die ebenfalls hämoglobinhaltig geworden), stets Hämatoxylin (Hämalaun) und Eosin verwendet. Bei Verwendung von Eosin kann man durch Gebrauch von möglichst dünner, wässeriger Lösung des Farbstoffes das Hämoglobin sehr leicht darstellen. Diese Eosinlösung kann man so anwenden, dass man zu 20 Tropfen 1%iger wässeriger Eosinlösung 100 ccm Aq. dest. hinzusetzt und die Schnitte dann entweder 3 Stunden evtl. auch über Nacht in dieser Lösung liegen lässt, bis die hämoglobinhaltigen Teile der mütterlichen Blutzellen usw. rötlich gefärbt sind. Darauf kann man sie leicht einmal in Alkohol (70%) auswaschen, dann in Alk. abs., Xylolcarbol und zuletzt in Canadabalsam aufbewahren, wie gewöhnlich. Natürlich habe ich für die Histogenese der Blutzellen auch andere Färbemittel angewendet, z. B. die von Mai-Grünwald, Ehrlich-Triacidlösung usw., doch kann ich sie leider nicht empfehlen, da diese Farblösungen durchaus nicht immer brauchbare Resultate liefern. Deshalb will ich sie hier auch nicht ausführlich besprechen.

Zum Glycogennachweis habe ich Bests Carmingemischlösung sehr vorteilhaft verwendet.

Bei der Herstellung solcher Präparate ist darauf zu achten, dass man die auch noch mit anderen Mitteln, z. B. mit Hämatoxylin gefärbten, vor und nach ihrer Färbung mit den nur (einfach) mit Bestscher Flüssigkeit tingierten Schnitten genau vergleicht, da es zuweilen vorkommt, dass die kleinen Glycogenkörnchen in den mehrfach gefärbten Präparaten nicht mehr sichtbar sind, während sie am einfach gefärbten deutlich zu erkennen waren. Dies kann man am häufigsten bei den am Basalteil der Epithelzellen lagernden Körnchen beobachten und es rührt dies wahrscheinlich davon her, dass sie durch die mehrfache Färbung verdeckt werden.

Zum Schluss möchte ich noch bemerken, dass alle meine Übersichtsbilder nach Mikrophotographien hergestellt sind und bei genauer Angabe der Vergrösserung absolut naturgetreue Bilder zeigen.

Literatur.

Ausser den oben bereits zitierten Veröffentlichungen kommen noch folgende Publikationen in Betracht:

Im Jahre 1903 hat Kolster (17) in einer Veröffentlichung die Decidua bei Tieren, wie der Maus, als das morphologisch wahrnehmbare Ernährungsmaterial des Eies näher erklärt.

Später hat Disse (5) hauptsächlich die Phagocytose der Riesenzellen bei der Feldmaus und die damit verbundene Erweiterung der Eikammer untersucht und gleichzeitig die Wechselbeziehungen zwischen Chorion und Riesenzellen als Ernährungspräparat des Eies beschrieben.

Wenn auch die Veröffentlichungen von Disse, wie mir scheint, ziemlich fehlerhaft sind, da er seine Studien an Präparaten, welche sehr reich an Kunstprodukten sind, machte, ist doch einiges davon sehr beachtenswert.

Von Wichtigkeit für unser Thema ist die neueste, sehr interessante biochemische Arbeit Goldmanns (13), der an Injektionsversuchen die Verteilung der Hauptnahrungsstoffe für den Embryo, Glycogen, Eisen, Fett, in den mütterlichen und embryonalen Geweben untersucht hat, wenn sie auch in Methode und Ergebnis meiner Arbeit nicht gleicht.

Ausser dieser Literaturübersicht werde ich bei der Besprechung der Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen selbstverständlich immer die mehr oder weniger wichtigen literarischen Angaben beifügen. Hier sei nur noch folgender Betrachtung Raum gegeben. Über die Hämoglobinresorption der Epithelzellen des visceralen Blattes im Dottersack haben schon so viele Autoren berichtet, dass sie wohl ausser Zweifel steht; ob diese Resorptionsfähigkeit aber während der ganzen Gravidität sich gleich bleibt, darüber fehlen noch genauere Angaben.

Über Fett- und Glycogenspeicherungen der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes liegen ebenfalls schon mehrere Untersuchungen vor. Besonders Goldmann hat dies durch Injektion und Schnittfärbung genau untersucht, doch stimmen seine Angaben über ihre Verteilung und die Verhältnisse ihrer Resorptionsfähigkeiten mit den meinigen nicht vollkommen überein. Nur die Frage, ob die Herkunft der Riesenzellen, welche für die Ernährung des Embryos eine so grosse Rolle spielen, eine embryonale [Duval (7), Selenka (30) und neuerdings Sobotta] oder mütterliche ist [Kolster (17), Disse (5), Pujiula (25), Burckhard (3) und früher Sobotta], bleibt noch unentschieden.

Über das parietale Blatt des Dottersackes und die eng damit verbundene Reichertsche Membran haben alle bisherigen Autoren das gleiche berichtet, dass sie kurz vor der Geburt bis auf kleine Stückchen in der Nähe des Placentalrandes fast ganz verschwinden. Durch dieses Verschwinden der parietalen Grenzmembran der Dottersackhöhle berühren

sich dann sein viscerales Blatt und das neugebildete Uterusepithel direkt, d. h. man sieht keinen Unterschied mehr zwischen Uterus und Dottersackhöhle, Dottersack- und Uterushöhle fliessen zusammen.

Diesen Ausführungen muss ich scharf widersprechen, da die parietale Grenzmembran der Dottersackhöhle bis zur Geburt immer deutlich sichtbar existiert. Dadurch wird natürlich alles umgestossen, was frühere Forscher über die Bedeutung des Dottersackes als Ernährungsorgan für den Embryo geäussert haben.

Eigene Beobachtungen.

A. Allgemeiner Teil.

Die erste Entwickelung des Eies der Maus zur Zeit der Festsetzung im Uterus und auf den folgenden Entwickelungsstadien haben schon Selenka, Duval, Burckhard und Sobotta beschrieben und besonders durch Sobottas neueste Veröffentlichung im Jahre 1911: „Die Entwickelung des Eies der Maus vom ersten Auftreten des Mesoderms an bis zur Ausbildung der Embryonalanlage und dem Auftreten der Allantois“ ist die Entwickelung des Mauseies bis zur zweiten Hälfte des achten Tages vollkommen klargestellt worden.

Die oben erwähnten Stadien sind somit systematisch studiert worden, es bleibt also noch die genauere Untersuchung der Entwickelung des Eies bzw. der Fruchtblase im mittleren und im letzten Stadium übrig und diese ist, wie oben schon erwähnt, noch nicht vollständig klargestellt, da sie meist nur zu anderen Zwecken und daher in nicht zusammenhängender Entwickelungsreihe erforscht wurde.

Auch meine Aufgabe ist es nicht, eine rein systematische Entwickelungsgeschichte der fraglichen Stadien bei der Maus niederzuschreiben, sondern ich will in der Hauptsache über die Entwickelung des Dottersackes und einige damit zusammenhängende Fragen wie die der Decidua (capsularis) und der Neubildung der Uterushöhle berichten. Doch möchte ich vorher zur Orientierung noch einiges über die Ausbildung der Keimblätter sagen, damit die Frage nach der Entwickelung des Dottersackes verständlich wird.

Nachdem die rein mesodermale Allantoisanlage sich von der Schwanzgegend des Embryos kegelförmig im Exocölom entwickelt hat [nach Sobotta (36)], gehen folgende Veränderungen auf dem Eicylinder vor sich:

Fig. 1 zeigt einen Querschnitt durch die Fruchtblase der Maus mit Embryonalanlage von 9 Tagen in der Kopfgegend, wobei nahezu der ganze Eicylinder längs getroffen ist.

Ferner gibt diese Figur Einblick in die Verhältnisse der drei Höhlen des Eicylinders, die sich bereits kurz vorher vollständig voneinander isoliert haben. Von diesen sieht man Exocölom und Amnionhöhle schon bedeutend erweitert, während die Ectoplacentarhöhle einen auf beiden Seiten verschmälerten, U-förmig abgeplatteten Raum darstellt und die Scheidewand zwischen Exocölom und Ectoplacentarhöhle (also das Chorion) nach dieser bogenförmig angebuchtet ist.

Die Medullarrinne, die ebenfalls quer geschnitten ist, liegt etwas tiefer als in den ersteren Stadien, deshalb zeigt sich die Amnionhöhle in diesem Schnitte als eine dreieckige, antimesometralwärts zugespitzte Figur, deren breiter Boden, von dünnem Amnion gebildet, sich weit in das Exocölom hineinwölbt. Der Ectoplacentarconus, von dessen scheinbar dreieckiger Figur man bis jetzt annahm, dass sie in diesem Stadium wegen ihrer breiten Fläche mit dem Eicylinder in Zusammenhang stünde, lässt in der Mitte seiner Zellmasse an einer

Stelle, welche fast der Umschlagstelle der beiden Dottersacksblätter entspricht, eine deutliche Einschnürung erkennen.

Die Wände der drei Höhlen charakterisieren sich in folgender Weise:

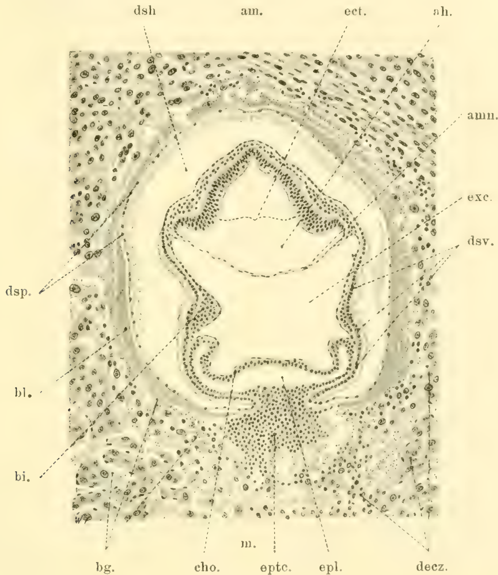


Fig. 1.

Durchschnitt einer Fruchtblase der Maus mit junger Embryonalanlage (Kopfgegend). Letztere ist im Schnitt quer, der ganze Eicylinder nahezu längs getroffen. Man sieht charakteristisches, hohes, gegen die freie Oberfläche vacuolisiertes viscerales Dottersackepithel. Vergr. 75:1. (Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

I. Amnionhöhle; a) seine von Amnion gebildete mesometrale Bodenwand besitzt eine zweifache, abgeplattete Zellschicht, welche auf der Antimesometralseite aus Ectoderm und auf der Mesometralseite aus Mesoderm besteht; b) die beiden

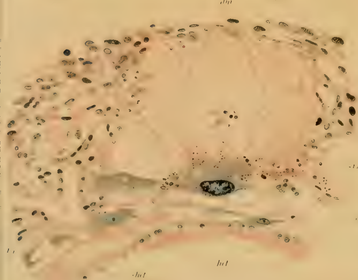
Seitenwände, welche nach der Medullarrinne konvergierend verlaufen, haben dreifache Zellschicht. Die innere, nach der Amnionhöhle zu gerichtete, hat dicke cylindrische Schicht aus Ectoblast, die mittlere aus Mesoblast, die äussere, nach der Dottersackhöhle zu gerichtete Schicht, wird von platten Zellen gebildet, welche das embryonale Entoderm darstellen und mesometralwärts mit dem visceralen Dottersackblatte zusammenhängt, d. h. dem Dotterentoderm von Sobotta.

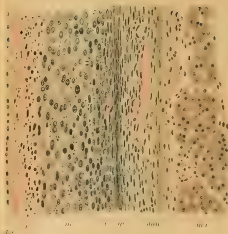
II. Die Exocölomhöhle, die schon mehr ausgebreitet ist, bildet sich folgendermassen: Die beiden Seitenwände der Höhle, die natürlich gleichzeitig die viscerale Dottersackwand darstellen, haben eine zweireihige Zellschicht. Die innere, die Höhle begrenzende Mesoblastschicht besteht aus einreihigen Plattenzellen, doch befindet sich in ihr schon in diesem Stadium einige, stellenweise vorhandene, mehr oder weniger knötchenartig angeschwollene Zellhaufen, die sogenannten Blutinseln, die ersten Anlagen der Blutgefässe und des Blutes. Die äussere Schicht der Höhlenwandung wird von einreihigen, regelmässig nebeneinander liegenden Cylinderzellen, einem Teil des sogen. visceralen Blattes des Dottersackes gebildet. Diese Zellen haben eine charakteristische Form, besitzen mehr oder weniger vacuolenhaltigen Charakter und lassen Hämoglobinresorptionsvorgänge erkennen, wie dies schon Sobotta u. a. beschrieben haben. In unmittelbarer Verlängerung der Exocölomwandung in mesometraler Richtung findet sich die gleiche Zellage, und zwar nun als Wandbestandteil der Ectoplacentarhöhle, während sie antimesometralwärts in der Amniongegend mit dem abgeplatteten Entoderm der Embryonalanlage zusammenhängt. Die Scheidewand zwischen Ectoplacentarhöhle und Exocölom, d. h. die mesometrale Wand des letzteren wird von zwei Zelllagen gebildet, nämlich eine antimesometrale aus einfachen mesodermalen Plattenzellen, eine mesodermale ectodermale aus (gewöhnlich zweireihigen) kubischen Zellen.



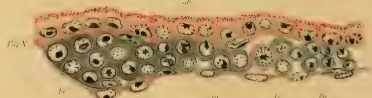
















III. Die Ectoplaecntarhöhle, deren Seitenwände ebenfalls von zwei Zellschichten gebildet werden, zeigt in diesem Stadium bereits sehr stark abgeplattete und U-förmige Gestalt. Die äussere Schicht besteht aus der einreihigen Lage hochcylindrischer, stark Hämoglobin resorbierender und vacuolenhaltiger Zellen, des visceralen Dottersackblatts, die einerseits antimesometralwärts ohne scharfe Grenze in die gleichgebaute Wand der Exocölomhöhle übergeht, andererseits mesometralwärts an der eingeschnürten Basis des Ectoplacentarconus mit dem platten einschichtigen Parietalblatte des Dottersackes zusammenhängt. Die Cylinderzellen sind natürlich schon vorher vor der Umschlagsstelle allmählich niedriger geworden. Die Antimesometralwand der Ectoplaecntarhöhle ist die obengenannte Scheidewand zwischen Ectoplacentar- und Ectocölumhöhle. Die Mesometralwand wird von der antimesometralen Fläche der Zellmasse des Ectoplacentarconus dargestellt.

Der Ectoplacentarconus, der später den Hauptanteil der Placenta liefert, wird von einer polygonalen Zellmasse gebildet. Antimesometralwärts liegen die Zellen dicht gedrängt beisammen, während mesometral sich nicht nur die Zellen selbst allmählich etwas vergrössern, sondern auch die Zellhaufen lockerer geworden sind. Seine Mesometralfläche, welche schon nicht mehr so scharf abgegrenzt ist, sondern mehr oder weniger zahlreiche sich verflechtende Fortsätze aus verschiedenen Zellsträngen besitzt, legt sich entweder direkt oder indirekt an das Decidualgewebe an und zeigt deutlich netzartigen Charakter, deren Zwischenräume sich mit Blutmasse oder Extravasat füllen (Umlagerungszone von Grosser)[1].

Während sich der Eicylinder in der II. Hälfte der Gravidität charakteristisch verändert, was Sobotta bereits ver-

[1]) Die Allantoisanlage, die in diesem Stadium zwar schon ziemlich stark entwickelt ist, konnte in dem beschriebenen Schnitt natürlich nicht angetroffen werden, da dieser in der Kopfgegend geführt ist.

öffentlicht hat, haben das parietale Blatt der Dottersackwand und die daraufliegende Reichertsche Membran doch ganz ähnliche Strukturverhältnisse behalten wie in den ersten

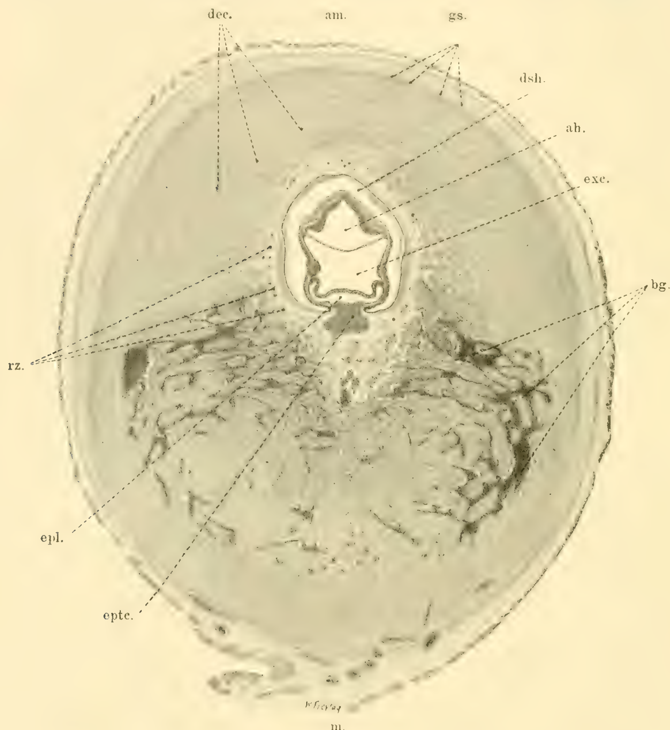


Fig. 2.
Übersichtsbild zu Fig. 1. (Querschnitt des ganzen Uterushornes.) Vergr. 36 : 1.

Stadien, wenn sich auch die beiden Blätter je nach der Grösse des Eicylinders weiter peripherwärts ausgebreitet haben. Und in der Tat zeigt die parietale Hülle des Dottersackes mit Ausnahme der letzten in sämtlichen übrigen Stadien der Gravi-

dität scheinbar ganz gleichen Bau, nur das innere abgeplattete Parietalblatt des Dottersackes scheint in den einzelnen Stadien sich etwas verändert zu haben.

Fig. 2 stellt das totale Übersichtsbild des ganzen in seiner Längsachse quergetroffenen Uterushornes und des bereits in Fig. 1 nur unter stärkerer Vergrösserung allein dargestellten Fruchtblase dar.

Man sieht in dieser Figur sehr leicht die Verhältnisse zwischen dem Eicylinder und den ihn umgebenden Dottersack einerseits, welche beide in der Antimesometralhälfte der ellipsoidischen Schnittfläche des Übersichtsbildes liegen, und dem bedeutend angeschwollenen Uterus andererseits. Der Uterus ist bedeutend vergrössert und besteht aus zwei leicht zu unterscheidenden Teilen. Der mesometrale enthält die schon teilweise zugrundegegangene alte Uterushöhle, deren Reste in diesem Schnitte in Gestalt zweier nicht mehr zusammenhängender Stücke erscheinen, da ihr mittlerer Teil bereits vollständig verschwunden ist. Sie hat auch nur eine unvollständige Wand, da die antimesometrale, d. h. die dem Ectoplacentarconus zugerichtete, vollkommen fehlt. Ausser den Überresten der alten Uterushöhle enthält diese mesometrale Hälfte des Uterusquerschnittes in der angeschwollenen Schleimhaut noch stark erweiterte Blutcapillaren, die noch vollständig von Endothel ausgekleidet und in der bereits erwähnten charakteristischen Hufeisenform angeordnet sind.

Trotzdem dass diese Blutcapillaren in dieser Hälfte so charakteristisch erscheinen, sind sie in dem antimesometralen Teil der angeschwollenen Schleimhaut kaum sichtbar.

An der Aussenseite der nicht decidual veränderten Schleimhaut, welche sich an der Peripherie des Querschnittes als schmales, unverändertes Gewebe zwischen innerer Muskelschicht und Decidua hinzieht, bemerkt man nach innen nicht nur in diesem, sondern auch in den späteren Stadien der Gravi-

dität eine dunklere von Hämatoxylin intensiver gefärbte Zelllage, welche fast parallel mit der äusseren Fläche, und zwar deutlicher in der antimesometralen als an der mesometralen Seite verläuft, wo sie allmählich verschwindet.

Später — nach bereits teilweiser Auflösung der Decidua —

am. dsh.
ect.
bl.
amn.
dsp
bi.
all.
dsv.
decz.
bg
cho. eptc. epl m.

Fig. 3.

Ähnliches Stadium wie in Fig. 1, nur ist der Embryo längs getroffen. Vergr. 75 : 1. (Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

vollzieht sich entlang dieser Linie die Neubildung der Uterushöhle und in dem Decidual nicht veränderten Schleimhautabschnitt liegen die Endstücke der am Anfang der Schwangerschaft zugrundegegangenen Uterusdrüsen.

Wie ich später noch genau berichten werde, hat sich nicht

bloss das innerhalb dieser liegende Schleimhautgewebe der Antimesometralseite bis gegen das Ende der Gravidität spurlos aufgelöst, sondern auch die Neubildung der Uterushöhle beginnt, wie schon erwähnt, entlang dieser Schicht, deshalb möchte ich sie mit dem Namen „Grenzschicht" (= verändertes Grenzgewebe von Grosser) benennen. Eine solche Grenzschicht, wie sie jetzt fast nur auf dem antimesometralen Teil unseres Übersichtsbildes zu sehen ist, wird auch in den späteren Zeiten der Schwangerschaft auf der mesometralen Seite sichtbar.

Nun zu Fig. 3. Die Embryonalanlage ist fast in ihrer Sagittalebene, die Kopfgegend ein klein wenig schief und der Eicylinder selbst seiner Längsachse entsprechend getroffen. An der Figur sieht man schon die stark entwickelte Allantois, die aus der Schwanzgegend des Embryo, schräg mesometralwärts gerichtet, als cylindrischer, rein mesodermaler Fortsatz hervorgeht. An der Antimesometralseite des Eicylinders zeigt die Embryonalanlage auf der ganzen Strecke deutlich drei verschiedene Schichten: eine dicke innere, das Ectoderm, eine ebenfalls dicke mittlere, das Mesoderm und eine äusserste platte und einreihige, das Entoderm. Im schiefangeschnittenen Kopfteile der Embryonalanlage sieht man eine starke Hervorwölbung, aus der sich nachher der Kopf des Embryo entwickelt, und ist um diese herum bereits das Mesoblast lockerer geworden.

Exocölom, Ectoplacentarhöhle, sowie das äussere Blatt des Dottersackes sind an diesem Präparate noch genau so ausgebildet, wie an den beiden ersten eben beschriebenen Querschnitten (Fig. 1 und 2).

Über ein anderes Schnittpräparat, bei welchem der Eicylinder schräg zu seiner Längsachse, die Embryonalanlage in der Kopfgegend, aber fast quer getroffen ist, möchte ich noch einige allgemeine Betrachtungen beifügen.

Fig. 4 zeigt das ganze parallel zur Uteruslängsachse ge-

troffene Schnittbild in 36 facher Vergrösserung, Fig. 5 nur den Embryonalteil 75 mal vergrössert.

Im Gegensatz zu den bisherigen Präparaten, wo Uterus

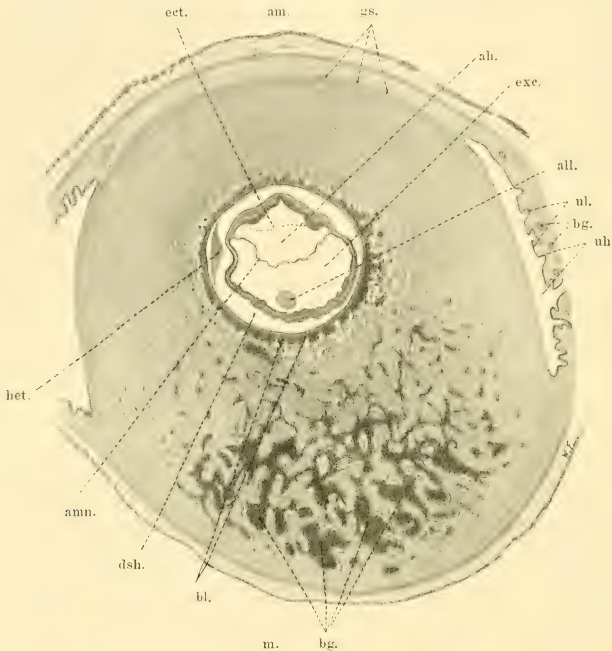


Fig. 4.

Ein Übersichtsbild gleichen Stadiums wie in Fig. 1—3, nur ist der Eicylinder schräg, das Uterushorn im Längsschnitt getroffen. Vergr. 36 : 1.

und Eikammer mehr ellipsoide Form hatten, erscheinen sie hier beide in mehr rundlicher Gestalt.

Der Ectoplacentalconus ist auf dieser Figur nicht zu sehen, da der Schnitt in seitlicher Richtung von ihm geführt ist. Man findet dagegen hier, an der mesometralen Seite der Decidua,

bedeutend erweiterte, entweder isolierte oder miteinander zusammenfliessende Blutgefässe, die sogen. „Blutlacunen". Sie sind nichts anderes als das schon oben erwähnte, in Hufeisenform angeordnete Capillarensystem, welches der Schnitt quer zur Längsachse des Uterushornes gezeigt hat.

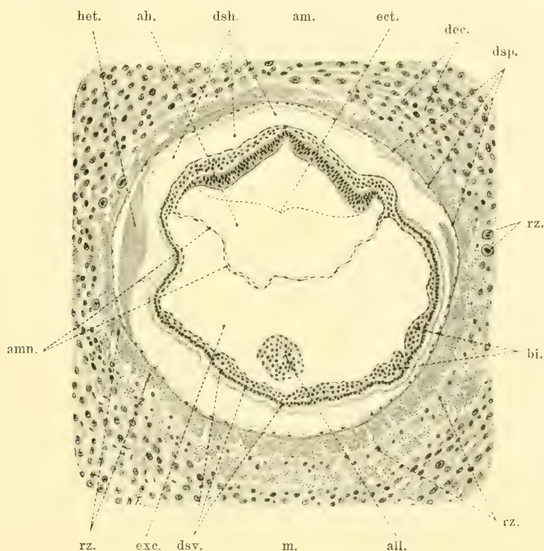


Fig. 5.

Stärkere Vergrösserung von Fig. 4. Vergr. 75 : 1.
(Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

Während also auf der Mesometralseite das Blutgefässsystem derart erweitert ist, zeigt die antimesometrale Seite bei schwacher Vergrösserung immer noch die Struktur wie in Fig. 1. Die von mir so bezeichnete Grenzschicht ist ebenfalls noch sehr deutlich zu sehen und verbindet die beiden halbmondförmigen Enden der alten Uterushöhle.

Der Eicylinder zeigt sich hier in seiner eigentlichen rundlichen Gestalt, die durch das dünne Amnion nur in zwei Kammern geteilt wird; das Exocölom und die Amnionhöhle (die Ectoplacentarhöhle ist jetzt bereits obliteriert).

Auch die Allantoisanlage ist bei diesem Präparat mitgetroffen worden und liegt querdurchschnitten im Exocölom. Dessen Wand zeigt, soweit sie nicht das Amnion bildet, zwei Schichten von Zellen, eine äussere, aus einschichtigen, cylindrischen Epithelien gebildet, d. h. das viscerale Blatt des Dottersackes, und eine innere mesodermale aus einschichtigen Plattenzellen gebildete, die stellenweise seitliche Verdickungen bilden („Blutinseln").

Dass die Blutinseln auf den Figg. 1—3 nur als zwei grössere oder kleinere Zellhaufen zu beiden Seiten des Exocöloms in der Nähe der Chorion erscheinen und auf dem jetzigen Bilde eine nach dem Innern des Exocöloms mehr oder weniger weit vorragende kontinuierliche Zellanlage bilden, kommt daher, dass in dem ersteren Falle die Blutinselstränge infolge der senkrecht zur Längsachse des Eicylinders geführten Querschnitte ebenfalls querdurchtrennt wurden, während in diesem Falle, wie schon erwähnt, der Schnitt in etwas schieferer Richtung angelegt wurde, wodurch die Blutinseln zufällig in ihrer Längsachse getroffen wurden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich kurz auf die früheste Anlage der Blutinseln in der Dottersackwand eingehen, wenn ich auch später nochmals darauf zurückkommen werde.

Die Blutinselanlage stellt sich in diesem Stadium (8.—9. Tag) schon als ein an der Innenfläche ringsum zusammenhängender Zellstrang dar. Dieser Zellkomplex ist über diese Fläche noch nicht gleichmässig verteilt, sondern bildet stellenweise Haufen von ganz verschiedener Gestalt, die immer dem Chorion näher liegen als dem Amnios. Ausser diesen hauptsächlich ringförmigen Zellenanhäufungen enthält obiger Zell-

strang auch noch verästelte Zellen mit längeren oder kürzeren Ausläufern; oder wenn ich kurz wiederhole: Die Blutinsel-

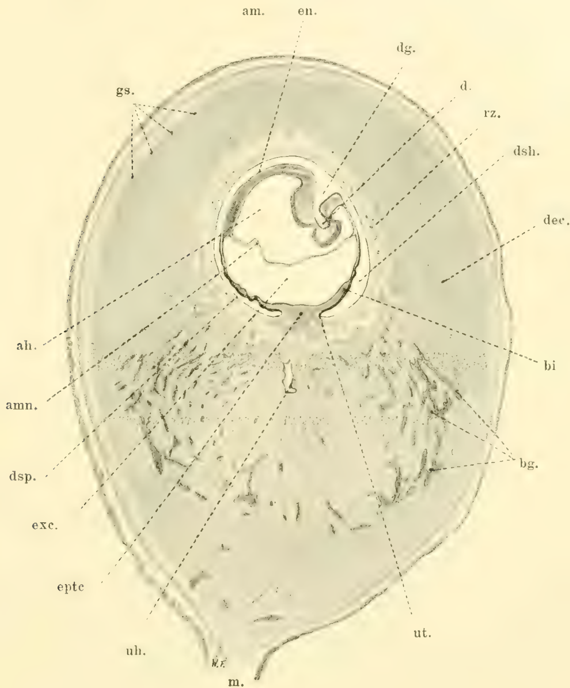


Fig. 6.

Querschnitt des Uterushornes einer trächtigen Maus vom 10. Tage. Der Embryo ist zum Teil längs, zum Teil schräg im Schnitt getroffen. Sein Darm ist durch einen weiten Dottergang mit der Dottersackhöhle verbunden. Im mesodermalen Teil der Dottersackwand sieht man Blutinseln. Vergr. 28:1.

haufen der Dottersackwand sind schon im Stadium des 8.—9. Tages keine isolierten Zellhaufen mehr, sondern bilden einen vollständig zusammenhängenden, in der Nähe des Chorion

verlaufenden Strang, wenn auch die ganze Strecke noch nicht vollkommen gleichgeschichtet erscheint, sondern stellenweise ungleichmässig aussieht und Verzweigungen aussendet. Weitere Differenzierungen zwischen Fig. 5 und den früheren kann ich nicht finden.

Wenn ich mit der allgemeinen Betrachtung der Entwickelung des Dottersackes bei 10 tägiger Gravidität fortfahre, so kann das Bild der Fig. 6 als Ausgangspunkt dienen. Die Schnittebene ist wie oben ein Querschnitt des Uterushornes, wobei die Embryonalanlage teils längs teils schräg getroffen ist, d. h. der Schnitt ist in der Schwanzgegend parallel der Längsachse der Embryonalanlage, im Kopf und Herzteil dagegen etwas schräger geführt.

Die Querachse der Eikammer hat sich etwas verlängert, daher ist sie im Gegensatz zu ihrer mehr cylindrischen Form in den früheren Stadien, rundlicher geworden. Die oben erwähnte Dreiteilung des Eicylinders ist nicht mehr deutlich, da sich Chorion und Ectoplacentarconus beinahe berühren und nur einen ganz kleinen Zwischenraum lassen, während Amnionhöhle und Exocölom sich mehr und mehr erweitert haben.

Merkwürdige Veränderungen sieht man an der Embryonalanlage wie am visceralen Dottersackblatte. Erstere hat sich in der Kopfgegend durch Ausbuchtung merklich in die Amnionhöhle hinein erhoben. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung erfolgt dann die Trennung von Darm und Dottersackentoderm und damit die Bildung des Dotterganges. Der Ectoplacentarconus zeigt noch deutlich die Einschnürung an der Übergangsstelle der beiden Dottersacksblätter, doch dringt er mesometralwärts bereits in die Decidua ein, wodurch er namentlich an Breite zugenommen hat, während er sich nach antimesometral zu verjüngt hat.

Fig. 7 zeigt einen Querschnitt ungefähr durch die Mitte

einer Anschwellung des Uterushornes einer trächtigen Maus vom 11. Tage, wobei der Embryo fast quer getroffen ist.

Fig. 7.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 11. Tage. Embryo nahezu quer getroffen. Dottersackhöhle und Darm durch den offenen Dottergang verbunden. Vergr. 24:1. (Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

Im Vergleich mit dem bisher Beschriebenen sieht man verschiedene, charakteristische Veränderungen. Der Embryo ist besser entwickelt, d. h. er senkt sich weit in die Amnionhöhle

hinein. Deshalb ist auch die Darmrinne tiefer geworden und das Darmlumen ist noch durch den engen Dottergang, dessen Wände nahe beisammen, in nahezu gerader Linie quer zur Längsachse des Embryos verlaufen, mit dem Dottersack verbunden. Durch diese Abschnürung oder noch besser durch diese Erhebung des Embryo und die gleichzeitige Ausbreitung der Chorionhöhle verändert sich auch das Visceralblatt des Dottersackes. Es breitet sich infolge der Trennung von Darm und Dottersack über einen grossen Umfang der Fruchtblase aus, so dass die Dottersackhöhle sich wie eine äussere Höhlung über die ganze übrige Fruchtblase erstreckt. Hand in Hand mit dieser grossen Ausbreitung lässt sich erkennen, dass das viscerale Blatt des Dottersacks keine gleichmässige Struktur mehr hat, sondern dass sein Epithel embryonal- (und anti-mesometral-) wärts aus niedrigen kubischen Zellen gebildet wird, während es im Mesometralteil noch die charakteristischen, Hämoglobin resorbierenden, hochcylindrischen Zellen besitzt.

Ausser diesen merkwürdigen Veränderungen sieht man noch eine auffallende Erweiterung der Eikammer. Diese Grössenzunahme geschieht nicht symmetrisch, sondern sie zeigt sich zunächst nur in der Gegend der Übergangsstelle der beiden Dottersacksblätter, und zwar in der Schwanzseite des Embryo. Die Längsachse der Embryonalanlage dieses Stadium ist nämlich schraubenartig gedreht und liegt in einer zu der Längsachse des Uterushornes geneigten Ebene. Deshalb bekommt der Embryo auf dem Querschnitt, welcher genau senkrecht zur Längsachse des Uterushornes geführt wird, so eigentümliche Gestalt wie in Fig. 7.

Zugestanden, diese Ausbuchtung sei teilweise ein Kunstprodukt, so möchte ich doch behaupten, dass die Eikammer in diesem Stadium eine eigentümliche Erweiterung besitzt, da ich bei vielen anderen, sehr sorgfältig behandelten Präparaten gleiche Bilder erhielt. Merkwürdig ist ferner, dass sich im

nächsten Stadium noch eine andere ähnliche Erweiterung an der entgegengesetzten Stelle, der Embryonal-Kopfseite, entwickelt; durch diese fast symmetrisch angeordneten Ausbuchtungen entsteht die für die nächsten Abschnitte der Gravi-

Fig. 8.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 12. Tage. Der Dottergang stellt sich auf dem Bild nur im Mündungsstück als trichterförmige Einsenkung dar. Blutinseln im Dottersackmesoderm sieht man schon ziemlich reichlich. Vergr. 20 : 1. (Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

dität eigentümliche „herzförmige" Gestalt. Aus diesem Grunde darf man wohl auch annehmen, dass die Ausbuchtung der Eikammer kein Kunstprodukt ist, sondern eine in diesem Stadium eigentümliche Erscheinung.

Die Allantois hat sich in diesem Stadium bis zur Anti-

mesometralfläche des Chorion ausgedehnt, welches schon grösstenteils mit dem Ectoplacentarconus verwachsen ist.

Fig. 8 zeigt einen Querschnitt fast an der Stelle der stärksten Ausdehnung der Uterusanschwellung des graviden Uterus von 12 Tagen. Man sieht an dem Präparate, wie sich die Eikammer allmählich aus der cylindrischen und der ellipsoiden Form zu der bereits oben kurz erwähnten eigentümlichen herzförmigen Gestalt umgewandelt hat. Erst jetzt erhält die Fruchtblase ihre charakteristische Gestalt, indem sich diese beiden oben erwähnten Ausbuchtungen zu einer rundlichen Form ausgleichen, eine Gestalt, welche sie dann bis zur Geburt beibehält.

Für unsere Betrachtungen ist dieser Zeitpunkt der Gravidität von grossem Interesse, da man letztere in mehrere Stadien einteilen kann. Erstens in das der endgültigen Festlegung der Form der Fruchtblase, denn von jetzt ab wächst sie nach allen Seiten ganz gleichmässig, zweitens in das der vollständigen Ausbreitung des visceralen Dottersackblattes, wodurch jetzt die beiden Blätter des Sackes parallel und eng benachbart verlaufen. Die in früheren Stadien ziemlich weite, trichterförmige Mündung des Dotterganges in die Dottersackhöhle hat sich verschmälert und durch das weitere Wachstum des Embryo und seine stärkere Abschnürung ist auch der Dottergang enger geworden und verläuft jetzt nicht mehr wie früher als einfacher, gerader Gang, sondern besitzt die Gestalt eines geschlängelten, gleichmässig dünnen Kanals. Nach meinen Untersuchungen hat in diesem und dem nächsten Stadium der Dottergang auch seine grösste Längenentwickelung erreicht, da durch die bald einsetzenden Obliterationsvorgänge sein mittlerer Abschnitt allmählich zugrunde geht. Unterstützt durch diese Vorgänge konnte sich das viscerale Blatt des Dottersacks auf der ganzen Innenfläche dem parietalen Blatt und der Eikammerwand parallel ausbreiten, wobei es in oben angeführter Weise seine Struktur veränderte.

Drittens in das Stadium der Bildung der Zottenanlagen an dem der Placenta zunächst gelegenen Teil des visceralen Dottersackblattes. Bisher war dieses an seinem ganzen Umfange vollkommen glatt, jetzt zeigen die der Placenta zunächst gelegenen Abschnitte eine eigentümliche wellenförmige Gestalt, die Anlage der Zotten der späteren Stadien.

Viertens die Entwickelung der Placentaranlage. Der Ectoplacentarconus, der seine eigentümliche Gestalt und die dichte Zellanhäufung durch alle früheren Stadien mehr oder weniger beibehalten hat, ist jetzt aus dem Bereich der Eikammer gleichsam herausgetreten und hat sich vollständig in das mesometrale Gewebe der Uterusschleimhaut (Decidua) hineingeschoben, wo sich dann später die Placenta entwickelt. Gleichzeitig mit obigen Vorgängen bildet sich die Allantois weiter aus, welche noch ganz das mesodermale lockere Gewebe zeigt, indem sie sich, wie schon erwähnt, mit dem früheren Chorion und dem Ectoplacentarconus vereinigt.

Ist dieses vorbereitende Stadium der Placentarbildung überschritten, so erfolgt, wie das aus den kommenden Stufen der Gravidität ersichtlich ist, die Vascularisierung der Allantois.

Fünftens: Änderung in der Anordnung der Riesenzellen im Gebiet zwischen Decidua capsularis und Decidua basalis.

Die Riesenzellen waren bekanntlich in den früheren Zeiten mehrschichtig durch einzelne Fortsätze zu einem weitmaschigen, netzartigen Gewebe geworden, in deren unregelmässigen Zwischenräumen die charakteristischen erweiterten und u-förmig angeordneten Capillaren der mesometralen Uterusschleimhaut lagen, d. h. dieses u-förmige, erweiterte Gefässsystem mündete in diese Räume.

Die jetzige Veränderung der Riesenzellen[1]) besteht nun da-

[1]) Dabei sind unter diesem Namen alle vergrösserten zelligen Elemente der Gegend verstanden, gleichgiltig ob mütterlicher oder fetaler Abkunft (siehe oben p. 486).

rin, dass sie kein so weitmaschiges, unregelmässiges Netz mehr bilden, sondern teils etwas abgespaltet erscheinen, teils mehr regelmässig, gleichsam dachziegelartig, beieinanderliegen. Dementsprechend sind auch ihre Zwischenräume spaltenförmige Systeme geworden.

Diese so charakteristisch angeordneten Riesenzellen des mesometralen Teiles der Eikammerwand, der Decidua basalis, hängen auch mit denen der Decidua capsularis und des Ectoplacentarconus ohne scharfe Grenze zusammen. Hand in Hand mit der Veränderung der Riesenzellen gingen auch die der erweiterten Blutgefässe. Diese liegen jetzt nicht mehr in dem mesometralen Schleimhautgewebe an der äusseren Fläche dieser dachziegelartig angeordneten Riesenzellen und mehr an der Peripherie der Decidua basalis.

Ich glaube, dass zwischen dem bisher vorhandenen u-förmigen, erweiterten Blutgefässsystem der mesometralen Uterusschleimhaut und den unregelmässig und weitmaschig verbundenen Riesenzellen in diesem Stadium eine Beziehung besteht, und deshalb vollzieht sich auch die Änderung in der Anlage der Riesenzellen gleichzeitig mit der des Capillarsystems. (Auf diese Verhältnisse werde ich später nochmals genauer zu sprechen kommen.)

Nach den hier angeführten fünf Punkten kann man die Gravidität der Maus in zwei Abschnitte einteilen, nämlich in die Zeit vor und die Zeit nach diesen Veränderungen. Das erstere Stadium lässt sich, wie es Sobotta schon getan, auch nochmals in zwei Teile teilen. Bis zum siebenten Tag schritt die Gravidität ganz langsam vorwärts, im Verlaufe dieser acht Tage aber macht sie ganz enorme Fortschritte.

Fig. 9 zeigt einen Querschnitt durch den Uterus einer trächtigen Maus vom 13. Tage. Bei schwächerer Vergrösserung sieht man scheinbar keine besonderen Veränderungen gegen-

Fig. K

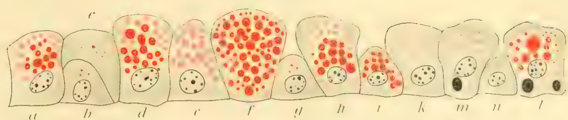


Fig. I

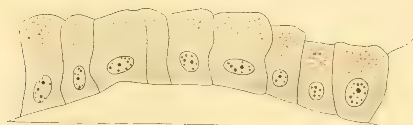


Fig. M

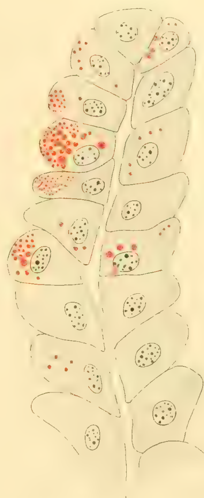


Fig. L

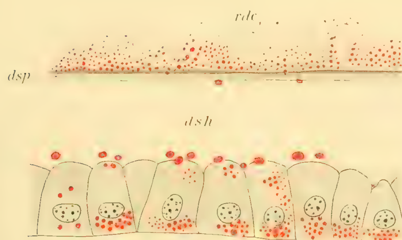


Fig. G

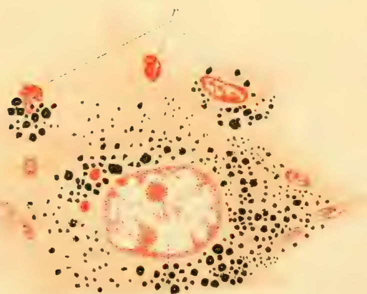
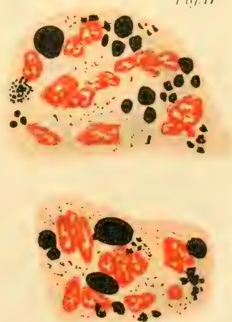


Fig. H



über dem 12. Tage, nur scheinen die obengenannten Prozesse nur noch deutlicher geworden zu sein.

Der Ectoplacentarconus zeigt nämlich keine dichten Zell-

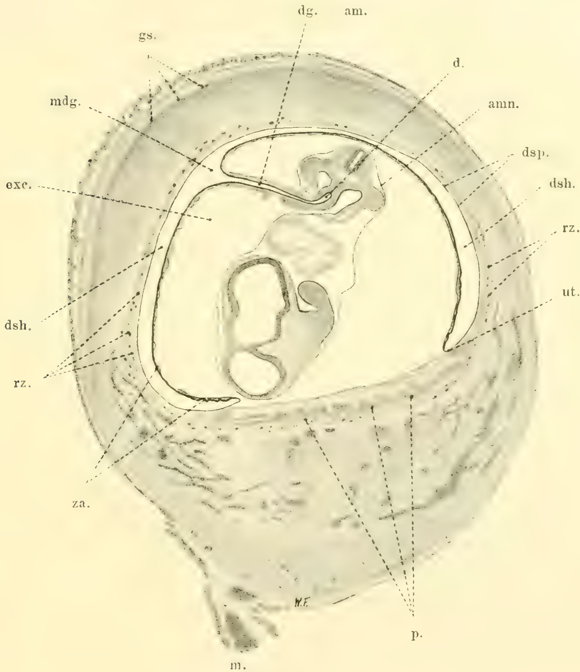


Fig. 9.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 13. Tage. Der Dottergang ist noch vorhanden, aber bereits ganz eng. Im Dottersack-mesoderm sind sehr deutliche Blutinseln. Vergr. 20:1.

haufen mehr, sondern die Nabelgefässe beginnen bereits, sich in seinen basalen Teil hinein zu verzweigen, ein Zeichen, dass sich in diesem Stadium die Allantois vascularisiert hat, und das erste Stadium der Placentabildung vor sich geht.

Wie verläuft nun der Dottergang, welcher das embryonale -Darmlumen und die Dottersackhöhle miteinander verbindet? Zur Lösung dieser Frage habe ich in dem Schnitt in Fig. 9 ein sehr günstiges Präparat erhalten, mittels dessen man obige Frage ganz leicht beantworten kann, da die Schnittebene den

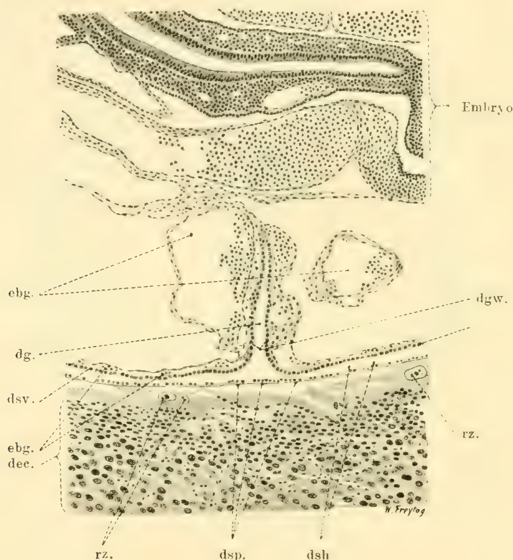


Fig. 10.

Durchschnitt durch den in Obliteration begriffenen Dottersackstiel einer trächtigen Maus vom 13. Tage. Vergr. 75:1.

Dottergang in seiner ganzen Längsachse getroffen hat. Die Figur zeigt, dass er S-förmig verläuft, was allerdings erst durch das Rekonstruktionsverfahren genauer bewiesen werden kann. Die Hämoglobinresorption der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes ist in letzteren Stadien nur noch spuren-

weise vorhanden gewesen und scheint jetzt ganz aufgehört zu haben. Wie auch Blutextravasate in der Eikammerwand jetzt fast gänzlich fehlen; höchstens an der Placentarseite kann man

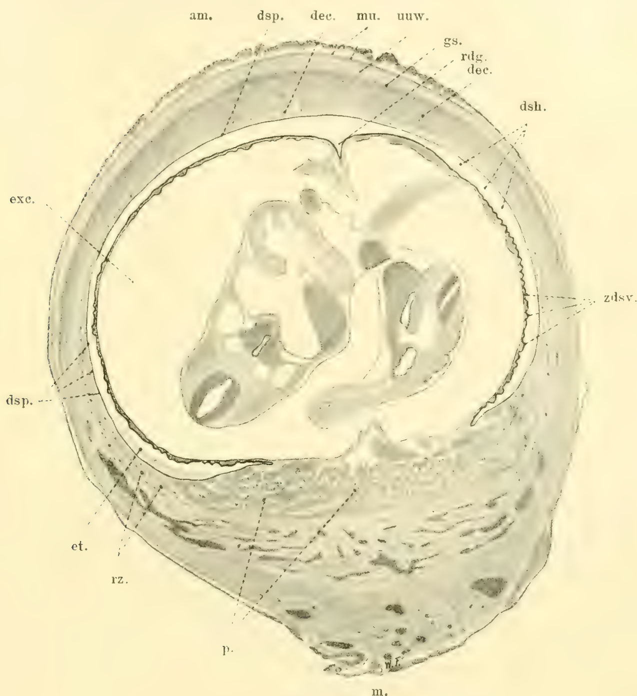


Fig. 11.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 14. Tage. Der Dottergang ist geschlossen. Beginn der Zottenbildung am visceralen Dottersackblatt. Deutliche Blutinseln bzw. Blutgefässe im Dottersackmesoderm. Vergr. 20:1.

noch einige solche Vorgänge wahrnehmen. Deshalb nehme ich an, dass in diesem Zeitabschnitt von 14 Tagen (Fig. 11) diese Resorptionsfähigkeit der Dottersackepithelzellen für Hämoglobin fast erloschen ist.

Die Abschnürung des Embryo vom Dottersack ist in ihre letzte Phase getreten, indem der Dottersackgang, der bisher (Fig. 9) das embryonale Darmlumen noch mit der Dottersackhöhle verbunden hat, jetzt (14. Tag der Gravidität) zu obliterieren beginnt, d. h. sein Lumen ist bis auf einige Stückchen in der Nähe des Darmlumens und der Dottersackhöhle verschwunden (Fig. 10 und 11).

An dem Durchschnitt durch ein gravides Uterushorn (15. Tag), den Fig. 12 darstellt, ist die Zottenbildung an dem Visceralblatte des Dottersacks noch nicht ganz deutlich, doch hat die Entwickelung der Placenta wesentliche Fortschritte gemacht und gleichzeitig lassen die Nabelgefässe gut sichtbare Verzweigungen erkennen. Der Dottergang, der bereits auf der letzten Abbildung bis auf seine trichterförmige Mündung in den Dottersack verschwunden war, ist jetzt vollkommen obliteriert und da hiermit die direkte Verbindung zwischen Embryo und Dottersack gelöst wurde, konnte sein viscerales Blatt auch noch den letzten Rest des inneren Abschnitts der Fruchtblase überkleiden.

Der Dottersack der Maus wird damit zu einem platten allseitig geschlossenem Gebilde von $^{3}/_{4}$ Ringform mit spaltförmiger Lichtung. Diese charakteristische Gestalt behält er bis zur Geburt. Während der fortschreitenden Entwickelung von Embryo und Placenta, ist die Decidua capsularis immer dünner geworden und zeigt deutliche Spuren eines Zerfalles. Diese Veränderungen der Decidua capsularis sind besonders rasch an ihrer Peripherie fortgeschritten, während sie an der Stelle der grössten Stärke der Uterusanschwellung eine nur ganz wenig differenzierte Struktur erkennen lässt.

Hand in Hand mit der Auflösung der Decidua capsularis schreitet die Neubildung der Uterushöhle vorwärts, die, wie gesagt, im Bereiche jeder einzelnen Uterusanschwellung in den ersten Zeiten der Gravidität bis auf die kleinen Endstückchen

ihrer, in der unveränderten Schleimhaut gelegenen Drüsen zugrunde gegangen war. Während der Neugestaltung des Uteruslumens löste sich auch die stark veränderte Decidua von der

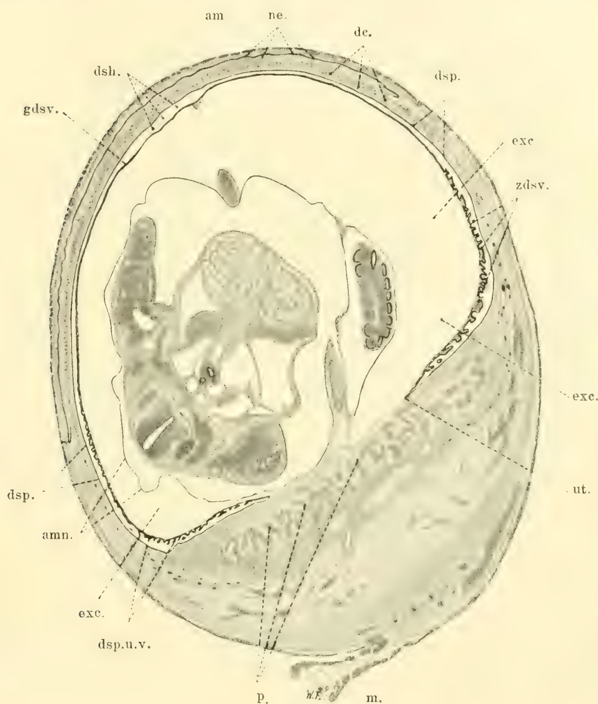


Fig. 12.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 15. Tage. Verdünnung und beginnender Zerfall der Decidua capsularis, deutliche, aber noch kurze Dottersackzotten. Vergr. 15 : 1.

eigentlichen Uteruswand und die so entstandenen Zwischenräume füllten sich dann mit Blutextravasat und stark veränderter Detritusmasse.

Fig. 13. zeigt den Querschnitt durch das Uterushorn einer graviden Maus vom 17. Tage.



Fig. 13.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 17. Tage. Der Dottersack zeigt deutlich die beiden Blätter, von denen das parietale an die bereits stark in Zerfall begriffene Decidua capsularis grenzt. Diese trennt es vom (neugebildeten) Uteruslumen. Das viscerale Blatt zerfällt deutlich in einen zottigen und in einen glatten Abschnitt. Vergr. 15:1.

Das an der antimesometralen Seite der Uterusanschwellung neugebildete Lumen hat sich fast über den ganzen Umfang der

Anschwellung ausgedehnt, nur an der einen, oder auch an beiden Seiten zeigt sie zunächst des placentaren Abschnittes der Decidua noch keine Differenzierung. Dagegen hat die detritusartige Veränderung der an das neugebildete Lumen grenzenden Decidua capsularis noch weitere Fortschritte gemacht.

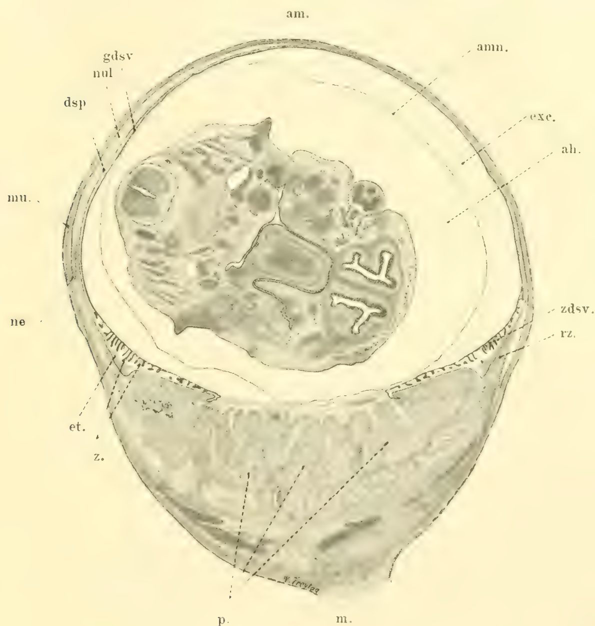


Fig. 14.

Querschnitt des Uterushorns einer trächtigen Maus vom 18. Tage. Vergr. 10:1.

Gleichzeitig mit obigen Veränderungen der Decidua geht auch mit den beiden Blättern des Dottersackes eine Änderung insofern vor sich, als ihre Umschlagstellen beiderseits einander immer näher rücken, d. h. die Ausbreitung des Dottersackes auf der dem Embryo zugekehrten Fläche der Placenta gegen

deren Mittelpunkt nimmt immer mehr zu. Diesen Vorgang erläutert ein Vergleich der Figg. 8—12 sehr deutlich.

Weiter möchte ich einige Erklärungen zu Fig. 14 (Gravidität vom 18. Tage) geben.

Das Bild zeigt die Placenta stark entwickelt. Die Decidua capsularis weist bereits hochgradige regressive Veränderungen auf, d. h. auf der einen Seite ist sie fast ganz verschwunden oder nur noch in Gestalt von Detritusmasse nachweisbar, so dass sich das Epithel des neuen Uteruslumens und die Grenzmembran des Dottersackes stellenweise unmittelbar berühren, während auf der anderen noch mehr oder weniger verändertes Decidualgewebe beide Teile trennt. Das viscerale Dottersackblatt lässt in der Placentargegend schon ganz deutliche Zotten verschiedener Länge erkennen.

Am Schlusse der allgemeinen Beschreibung meiner Untersuchungen will ich noch eine Figur anfügen, welche einen Querschnitt durch den graviden Uterus kurz vor dem Wurfe darstellt (Fig. 15).

Die Herstellung eines solchen Präparates erfordert grosse Vorsicht, damit nicht die Hüllen des Embryo, die beiden Blätter der Dottersackwand, Amnion und die Begrenzungen des neuen (antimesometralen) Uteruslumens zerrissen werden.

Die Schnittebene der Fig. 15 hat den Embryo viermal getroffen, in der Brustgegend, an den unteren Extremitäten, in der Schwanzgegend und am Nabelstrang. Die Placenta zeigt sich in ihrer höchsten Entwickelung.

Das parietale Blatt des Dottersackes und die ihm eng anliegende Reichertsche Membran bilden zusammen eine homogene, sehr dünne, doch deutlich sichtbare Haut, welche infolge der Entwickelung der Placenta und der Zotten am Visceralblatt in etwas veränderter Form gegenüber dem Stadium der Fig. 14 erscheint. Beim Übergang auf die dem Embryo zugekehrte Fläche der Placenta, nahe dem Mittelpunkt der

Scheibe, biegt es jederseits in scharfem Winkel in das Visceralblatt um. Es entsteht auf diese Weise ein spitzwinkliger Ab-



Fig. 15.

Querschnitt durch das Uterushorn einer Maus unmittelbar vor dem Wurfe. Der Embryo ist viermal getroffen (Brustgegend, untere Extremitäten, Schwanz, Nabelstrang). Stark ausgeprägte Dottersackzotten. Die beiden Dottersackblätter sind noch vorhanden. Die Decidua capsularis ist ganz verschwunden. Die parietale Wand der Dottersackhöhle grenzt unmittelbar an das Uteruslumen. Vergr. 10:1. (Erklärung der Bezeichnung s. p. 471/472.)

schnitt des Dottersacks auf der embryonalen Fläche der Placenta, welcher auf den früheren Figuren noch nicht zu sehen war, da er erst durch die vollkommene Ausbildung der Form

der Placenta entstanden ist. Der Dottersack, seine beiden Blätter sowohl wie seine Höhlung, bilden jetzt die äussere fast kreisförmige Umhüllung der ganzen Fruchtblase. Nur an der Stelle der Insertion der Nabelgefässe in der Gegend der Mitte der Placenta bleibt der Kreis eine verhältnismässig kurze Strecke weit offen. Die Grenzmembran der Dottersackhöhle zeigt sich auf dem ganzen Umfange fast strukturlos und homogen, nur an einzelnen Stellen des parietalen Blattes finden sich noch einige Kernreste.

Die Zotten sind am stärksten an dem der Placenta zunächst gelegenem Teil der Dottersackwand entwickelt. Am längsten und am meisten verzweigt sind sie, entsprechend dem Winkel des Parietalblattes, in der Mitte, während sie medianwärts (d. i. frühere mesometrale Seite) und nach den Seiten hin allmählich verschwinden.

Ausser diesen Zottenbildungen im Placentarteil zeigt das viscerale Dottersackblatt keine weiteren Merkwürdigkeiten. Auffallend ist auch, dass diese Zotten, welche in früheren Stadien fast die Hälfte der Dottersackwand einnahmen, sich jetzt auf einen verhältnismässig kleinen Teil beschränken.

Diese Erscheinung kommt nicht etwa durch Reduktion der Zottenzahl zustande, sondern dadurch, dass sich die frühere Zottenanlage nicht in gleicher Weise weiter entwickelt hat, wie die glatte Seite des visceralen Dottersackblattes, sondern dass sich nur die Zotten der bereits vorhandenen Anlagen mehr oder weniger vergrösserten oder verzweigten.

Dieses Stadium des Entwickelungsverlaufes des Visceralblattes des Dottersackes stimmt, wie ich später noch genauer ausführen werde, vollständig mit meiner Anschauung über die Histophysiologie des Dottersackes überein.

Der bisherigen Behauptung, dass durch die direkte Berührung der Zotten des Visceralblattes mit eigentümlichen zottenartigen Falten der Wand der neuen Uterushöhle (diese Ge-

bilde sind in Wirklichkeit Kunstprodukte) die Nahrungsstoffe aus dem mütterlichen Körper nach dem Embryo übergeleitet werden, muss ich unbedingt entgegentreten, denn 1. widerspricht dieser Annahme der Mechanismus der Zottenbildung, 2. macht die Grenzmembran, welche bis zum Ende der Gravidität nachgewiesen werden kann, eine direkte Berührung mit den Zotten der neugebildeten Uteruslumen unmöglich, 3. zeigen sich diese nach den bisherigen Forschern als in der Nähe der Placenta gelegenen „zottenartige Gebilde" der Uteruswand bei sehr sorgfältig angefertigten Präparaten überhaupt als Kunstprodukte.

Mit Ausnahme eines am Placentarrande zuweilen noch sichtbaren, stark veränderten, mehr oder weniger dicken, kegelförmigen Gewebsrestes ist die Decidua capsularis in diesem Stadium überall vollständig aufgelöst.

Die Placenta der Fig. 15 zeigt sich natürlich in ihrer endgültigen Form und ist begrenzt einerseits von der sogen. Grenzzone, welche sich, wie schon erwähnt, in den früheren Stadien als ein dunkler Streifen entlang der unveränderten Uterusschleimhaut darstellte, anderseits durch die sich an längs dieser Schichte in Ausbreitung begriffenen neuen Uterushöhle.

Über die beiden letzten Figg. 14 und 15 möchte ich noch bemerken, dass natürlich die wellenförmig erscheinende (besonders Fig. 15) Uteruswand ein Kunstprodukt ist, denn trotz der äussersten Vorsicht sind Deformierungen bei den überaus dünn gewordenen Wänden wohl unvermeidlich. Trotzdem halte ich diese Präparate für meine Zwecke doch am besten geeignet, da sie selbst die ganz dünnen Häute der Fruchtblasenhülle vollständig zeigen, und mir es dadurch ermöglichen, die Entwickelungsverhältnisse des Dottersackes und seine Bedeutung für die Ernährung des Embryo genau zu studieren.

B. Spezieller Teil.

Diese möglichst kurz gedrängten, allgemeinen Betrachtungen über den Entwickelungsverlauf vom 8. Tage nach der Befruchtung des Eies der Maus, bis unmittelbar vor dem Wurf, lassen nur die genauen Verhältnisse des Baues des Dottersackes ahnen. Um aber die ganze Dottersacksentwickelung und alle damit zusammenhängenden Vorgänge in dem Folgenden klar schildern zu können, muss ich noch weiter ausholen.

Deshalb habe ich für meine Arbeit folgende Einteilung getroffen: I. Die Riesenzellen, ihre Herkunft und ihre Ernährungsfunktion für den Embryo. II. Die Entwickelung des Dottersackes. III. Die weiteren Veränderungen der Decidua, speziell die der Decidua capsularis, ihre Bedeutung für die Ernährung des Embryo und die Neubildung der Uterushöhle aus den Resten der Uterusdrüsen. IV. Die Glykogenspeicherung im Dottersack. V. Der Fettnachweis in der Decidua capsularis und die Fettspeicherung im Dottersack. VI. Die Beschreibung der Gefäss- und Blutzellenentwickelung auf dem visceralen Dottersackblatte, da sie in innigem Zusammenhang mit dem Dottersack steht.

1. Die Riesenzellen.

Obwohl die Riesenzellen aus der Literatur als Ernährungsorgan für den Embryo einerseits und als phagocytäre Bildungen für die Decidua andererseits teilweise bekannt geworden sind, blieben wir über die Frage ihrer Herkunft noch vollkommen im unklaren. Der einen Partei: Duval, Selenka, Goldmann und ehedem sowohl wie neuerdings auch Sobotta stehen Kolster, Disse, Burckhard, Pujiula und vorübergehend Sobotta mit entgegengesetzter Anschauung gegenüber.

Im folgenden möchte ich über die Veröffentlichungen einiger Forscher kurz berichten:

1. „Goldmann (12)“ berichtet zuerst über das verschiedene biologische und chemische Verhalten der Deciduazellen und der echten Riesenzellen. Letztere besässen einen eigentümlichen „riesenhaften“ Protoplasmaleib mit grossem polymorphen Kerne und gleichfalls grossem chromatinreichem Nukleolus, auch fehle gegenüber den Elementen der Decidua, ihrem Protoplasma die jenem eigentümliche Acidophilie. Wegen ihres ganzen biologischen Verhaltens, sowie wegen ihrer Übereinstimmung mit zweifellos fetalen Zellderivaten hält Goldmann die echten Riesenzellen im Gegensatz zu den mehrkernigen Deciduazellen für „fetale Gebilde“. Entscheidend für seine Anschauung betrachtet er „die grundlegende Differenz, welche in ihren physiopathologischen, gewebszerstörenden Eigenschaften gegenüber anderen Deciduagebilden zum Ausdruck kommt“. Nach dem oben Erwähnten hält also Goldmann in gleicher Weise wie die älteren Forscher Duval, Selenka und Sobotta die Riesenzellen „als Derivate ectodermaler fetaler Zellen“, und zwar hauptsächlich vom biologischen und physiopathologischen Standpunkt aus.

Sobotta erwähnt (Verhandlg. d. med. Gesellschaft auf dem Kongress zu Greifswald Mai 1913): Es handelt sich hier um eine Frage, die rein morphologisch kaum zu unterscheiden ist, weil die „Riesenzellen“ sich nicht nur eng an das mütterliche Gewebe (Decidua) anlegen, sondern direkt in dieser eindringen. Der Umstand aber, dass sie es sind, welche im höchsten Masse mütterliche Gewebe (Capillarwände, Decidua, Erythrocyten) zerstören, lässt, wie Goldmann sehr richtig bemerkt, keine andere Annahme zu, als dass sie fetale Elemente sind, da man nicht annehmen kann, dass mütterliche Elemente mütterliche Gewebe zerstören. Auch spricht keine einzige morphologische Tatsache mit Bestimmtheit gegen diese Anschauung.

Diesen Annahmen stehen die Veröffentlichungen Kol-

sters, Disses, Sobottas, Tafanis, Pujiula, Nussbaums gegenüber, welche behaupten, die Riesenzellen wären differenzierte, deciduale Elemente. Auf die Frage, woher derartig veränderte Riesenzellen kommen, antwortet Disse (5): Da die Eier frei in der intakten Uterushöhle liegen, so sei es ausgeschlossen, dass einzelne Furchungszellen sich vom Ei trennen, durch das Epithel hindurchwandern und sich weiter umbilden, dagegen spreche schon der grosse Abstand der fraglichen Zellen von der Uteruswand. Man müsste da schon sehr klare und eindeutige Befunde vorlegen können, wollte man behaupten, dass von einem Ei in diesem Stadium (cf. seine Fig. 3) einzelne Furchungszellen sich abtrennen können, um anderswo gesondert sich weiter umzubilden. Es bleibe daher nur übrig anzunehmen, dass die grossen Zellen da entstanden sind, wo sie gefunden wurden und dann müssten sie aus Decidualzellen hervorgegangen sein.

Pujiula (25) äussert sich folgendermassen über den Ursprung der Riesenzellen: „Dass die äussere Eischicht oder das primäre Ectoderm den Riesenzellen den Ursprung nicht geben kann, war mir von Anfang an einleuchtend. — Meines Erachtens müssen wir uns, um einen festen Stützpunkt für die Entscheidung der Frage nach der Herkunft der Riesenzellen zu gewinnen, an andere Riesenzellen wenden, die entweder ganz tief in der Decidua vorzufinden sind oder, wenn in der subepithelen Lage, zu einer Zeit, wo die Keimblase ganz frei noch im Uteruslumen liegt und das Uterusepithel vollständig erhalten ist."

Auch Kolster (17) nimmt ähnlich wie Pujiula an, dass die Riesenzellen mütterlicher d. h. decidualer Herkunft sind[1].

Diese Frage vollkommen klar zu entscheiden ist sehr schwer. Das zeigt schon, dass erfahrungsreiche Forscher, wie

[1]) A. a. u. S. 524 Anm.

Sobotta, nicht gleich von Anfang an ein und dieselbe Meinung über ihre Herkunft hatten, vielmehr ihre Ansicht mehrfach gewechselt haben.

Meine eigene Anschauung über die Herkunft der Riesenzellen kann keine entscheidende sein, da mir das Material aus den ersten Schwangerschaftsstadien nicht zur Verfügung stand; nur vom biologischen Standpunkt aus möchte ich über meine Auffassung dahin formulieren, dass ich die Riesenzellen mindestens zum grossen Teile, für fetale Elemente halten muss. Ich gehe nun zur Schilderung einer Reihe von Befunden über. In Fig. A, Tafel 18/19, sieht man eine Riesenzelle (R′), welche sich durch ihre verschieden langen Fortsätze teils an der Reichertschen Membran festgesetzt hat, teils sich mit anderen Zellen verbindet. Unter diesen Fortsätzen beobachtet man einen charakteristischen, fadenartigen, auf dem Schnitt mehr längs verlaufenden, der mehr oder weniger parallel mit der Reichertschen Membran verläuft.

Nach dem Ansatz dieses Ausläufers an der Membran verfliessen beide so vollständig ineinander, dass auch bei Anwendung verschiedener Methoden und bei sorgfältigster Handhabung des Mikroskopes es unmöglich ist, den Übergang zu verfolgen, ja diese Vereinigung ist so innig, dass sich gleichsam eine zweite parallel mit der Reichertschen verlaufende Membran zu bilden scheint.

Auf Grund dieser biologischen Verhältnisse möchte ich folgende Fragen aufwerfen: Warum sind diese beiden Blätter morphologisch nicht zu unterscheiden? Warum hat die Riesenzelle so lange fadenförmige Fortsätze? Warum oder weshalb verbinden sich beide so innig, dass man sie nicht mehr voneinander trennen kann?

Und noch etwas anderes Merkwürdiges habe ich an den ersten Präparaten wahrgenommen, nämlich dass das Blutextravasat der Eikammer (Disse) an der Aussenseite der

Reichertschen Membran teils formhaltige und teils schon formlos gewordene Blutzellen enthält, während es in der Dottersackhöhle bereits in vollständig veränderter Gestalt aus feinkörnigen, durch Eosin gleich den Blutzellen rotgefärbten Schollen besteht, und dass, falls deutlich sichtbare Zwischenräume zwischen Reichertscher Membran und den Fortsätzen der Riesenzellen existieren, diese mit einer ganz ähnlichen rotgefärbten granulösen Masse wie die Dottersackhöhle ausgefüllt sind. Solche auf beiden Seiten abgeschlossene Zwischenräume sind wirklich vorhanden, und diese Riesenzellenfortsätze bilden tatsächlich eine mehr oder weniger weit ausgebreitete Membran, wie das meine Serienschnitte genau zeigen.

Diese aus den Riesenzellenfortsätzen gebildete, sozusagen zweite Membran bildet also gleich der Reichertschen einen vollkommenen Abschluss gegen die ganze formhaltige Blutzellenmasse der Extravasate und eine Grenze zwischen diesen und den schollig zerfallenen Blutkörperchen.

Natürlich haben nicht alle Riesenzellen solche Fortsätze, welche sich in so inniger Weise mit der Reichertschen Membran verbinden, sondern nur die dieser Membran zunächst gelegenen. Die Ausläufer der nach Innen gelegenen Zellen verbinden sich untereinander zu dem schon früher angeführten netzartigen Gewebe.

Diese oben geschilderten Erscheinungen zeigen sich nur an den Präparaten, welche die Zeit bis zum 11. oder höchstens 12. Tage der Gravidität umfassen. In den Schnitten aus den späteren Stadien kann man,, trotzdem dass die Riesenzellen näher an der Reichertschen Membran liegen, ganz genau unterscheiden wie und wo ihre Fortsätze an der Membran inserieren.

Nach obigen Ausführungen wird klar, dass die Reichertsche Membran die Abgrenzungszone für das Blutextravasat ist, ersichtlich ist aber auch, dass die Riesenzellen zu dem

Blutextravasat und der Grenzmembran in einem innigen Verhältnisse stehen müssen.

Ich möchte vom rein biologischen Standpunkt aus und wegen obiger charakteristischen Eigenschaft mit Goldmann, Duval und neuerdings Sobotta annehmen, dass die Riesenzellen ein Derivat fetaler, ectodermaler Zellen sind. Gegenüber den Forschern, welche diese Zellen für mütterliche Elemente hatten, muss ich bemerken, dass sie keinen vollständig triftigen Grund gegen eine fetale Herkunft anzugeben vermögen bzw. kann ich entsprechende Angaben nicht bestätigen. So habe ich niemals, wie Disse, peripherische Riesenzellen in grösserer Entfernung gesehen, er beschreibt ganz nahe an der Muskelschicht des Uterus liegende Riesenzellen[1]. Selten waren diese Zellen in einfacher Schicht vorhanden, sondern es waren meistens 2, 3 oder 4 Lagen.

Über die Bildungsstätte der decidualen (mütterlichen) Riesenzellen schreibt Disse (5); dass 1. für die decidualen „Makrophagen" zwei Regionen der Uterusschleimhaut in Betracht kommen, nämlich einmal die Wandung der Eikammer und dann diejenigen Bezirke der Decidua, welche den beiden Polen der Eikammer benachbart sind. Von den innerhalb der Eikammer liegenden behauptet er, dass sie teils von aussen mit dem Blutstrom zugewandert sind, teils schon während ihrer Bildung der Eikammerwand angehört haben. 2. Gäbe es auch noch andere nicht innerhalb der Eikammer und ihrer decidualen Wand liegende Zellen, die bisher stets übersehen worden wären, die „Peripheren Riesenzellen" und für diese wären ebenfalls die den Polen der Eikammer benachbarten Bezirke der Decidua von Bedeutung, wie sich dies aus den Serienschnitten erkennen lasse.

Ausser Disse, welcher seine Studien an der Feldmaus

[1]) Jedenfalls handelt es sich bei den Präparaten von Disse um ganz andere Elemente.

gemacht hat, fand kein anderer Forscher an der Maus solche peripherische Bildungsstätten der Riesenzellen.

Auch ich habe, wie schon erwähnt, nur entlang der erweiterten und U-förmig verlaufenden Capillaren in der Gegend ihrer Einmündungsstelle in die Eikammer Riesenzellen gefunden, doch sind diese ganz verschieden von „Peripheren Riesenzellen" von Disse, denn diese sind nur in den früheren Stadien (bis zum 12. Tage) vorhanden, und dann liegen sie ja auch nur entlang dem Gebiet der Eikammer, das von den Blutgefässen begrenzt ist.

Deshalb zeigen sich die Riesenzellen nur an der innersten Schicht der Eikammer in 2—4 Lagen.

Struktur der Riesenzelle.

Von ihrer Struktur schreibt Disse (5): Das Protoplasma ist viel dunkler als das der gewöhnlichen (Decidua-) Zellen, es zeigt eine fädige Struktur und die Fadenzüge verlaufen hauptsächlich konzentrisch um den Kern herum. Innerhalb der deutlichen Kernmembran liegt nicht das gewöhnliche chromatische Netz, sondern es häuft sich das Chromatin in Form einer feinkörnigen Masse an der inneren Fläche der Kernmembran an und bildet eine dicke Hohlkugel; in das Innere derselben ragen gröbere und feinere Züge chromatischer Substanz hinein, die in dem hellen Binnenraum klar zu erkennen sind. Die chromatische Substanz ist intensiv gefärbt und erscheint bei Hämalaunfärbung fast schwarz.

Kolster (17)[1]) berichtet, dass der Kern der Riesenzellen bedeutend anschwillt und dann darin 1—3 grosse, kompakte Kernkörperchen auftreten. Durch Hämatoxylin-Eosinfärbung zeigt sich das leicht erkennbare, charakteristisch sich färbende,

[1]) Hat nach mündlichen Mitteilung an Sobotta seine Auffassung ebenfalls geändert und hält die Riesenzellen jetzt gleichfalls für fetale Elemente.

sehr dichte, feinkörnige Protoplasma. Namentlich durch die Giesonsche Färbung erhält es eine eigenartig bläuliche Farbe, während das Protoplasma aller übrigen Zellen einen mehr bräunlichen Ton annimmt. Goldmann schildert die schon erwähnte Basophilie ihres Protoplasmas.

Pujiula (25) schreibt: „Für meine Präparate habe ich mich hauptsächlich des Hämatoxylin-Eosin bedient; nie aber habe ich Bilder von Riesenzellen mit verschieden gefärbten Hälften zu sehen bekommen. Die Figur, die Kolster zeichnete, um jene Verhältnisse zur Anschauung zu bringen, macht auf mich den Eindruck einer zufällig nicht gleichmässig gelungenen Färbung."

Nach meinen Untersuchungen der 7,5 oder 10 μ dicken Zelloidinpräparate (zum Zwecke der Untersuchung der feineren Struktur ist Paraffin weniger geeignet) zeigen die Riesenzellen ebenfalls eine merkwürdige Struktur; man muss dabei aber etwas vorsichtig sein, da nicht alle ganz gleichartig, sondern je nach ihren Funktionen anders gebildet sind, und dann weil sie immer im Entstehen oder Vergehen sich befinden.

Zur Untersuchung der Struktur habe ich nur die an der Peripherie gelegenen Zellen benützt, weil die mehr innen und tiefer liegenden entweder schon zu stark verändert waren oder noch im Anfang der Veränderung standen, so dass sie zum Studium ihres Baues ungeeignet waren. Deshalb gilt nachfolgende Beschreibung auch nur für die äusseren, grossen Riesenzellen, da die tieferen selbst in den Präparaten vom 8. Tage schon zum Strukturstudium unbrauchbar sind.

Durch Hämatoxylin-Eosin gefärbt und in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert zeigen die Riesenzellen der Anfangs(Jugend-)-stadien der Funktion einen noch etwas kleineren Zellkörper und Zellkern als die vollkommen ausgebildeten Zellen. Das Protoplasma lässt schon deutlich die fehlende Acidophilie und die feine, dichte, doch gleichmässige Körnung erkennen. Es

ist intensiver violett gefärbt und auch sein Kern zeigt das stark gefärbte dichtere Chromatinnetz als die Kerne der benachbarten Deciduazellen (siehe Fig. E a, Tafel 18/19).

Im Verlaufe ihrer Entwickelung bis zur vollkommen funktionsfähigen Zelle, wächst dann der Zelleib immer mehr. Hat dieser endlich seine grösste Ausdehnung erreicht, so zeigt das Protoplasma nicht mehr die frühere Gleichmässigkeit, sondern man unterscheidet zwei Hauptfarbentöne, nämlich einen dunkel violetten Teil, welcher peripheriewärts, d. h. nach der Decidua gerichtet ist, mit dichteren und dunkleren, feinkörnigen Strukturen, und einen dem Embryo zugekehrten helleren, weniger färbbaren, basophilen Teil, welcher nicht so dicht gekörnt ist.

Diese zwei besonders erkennbaren Farbtöne gehen natürlich im Protoplasma ohne scharfe Grenze ineinander über (Fig. E b, Tafel 18/19).

Die Verteilung dieser beiden Farbenunterschiede im Protoplasma ist verschiedenartig, entweder ist der dunkler gefärbte Teil breiter als der blassere innere, oder umgekehrt. Diese Erscheinung richtet sich immer nach der Funktionsfähigkeit der Riesenzelle, indem der peripherische, dunklere Teil mehr oder weniger schon Anzeichen von Phagocytose zeigt, d. h. schon Deciduazellen in sich aufgenommen hat oder noch im Vorbereitungsstadium dazu sich befindet, während der hellere, innere Teil immer nur den ruhenden Zustand der Zelle darstellt.

Aus welchem Grunde zeigt nun das Protoplasma der Riesenzelle einen solchen Farbenunterschied? Diese Frage lässt sich vorläufig nicht vollständig erklären, doch möchte ich folgende Vermutung darüber äussern. Wahrscheinlich beruht diese dunklere violette Färbung nur darauf, dass sich dieser Teil in Aktion befindet, indem er mehr oder weniger Fremdkörper aufgenommen hat, oder in Berührung mit den erweiterten

Blutgefässen oder der veränderten Decidua (Symplasma mancher Autoren) steht, während in dem blasseren Teil keine solchen Erscheinungen wahrzunehmen sind.

Eine konzentrische Fibrillenstruktur der Riesenzellenkörper habe ich niemals gesehen, nur in den Paraffinpräparaten konnte ich zuweilen eine mehr oder weniger regelmässig verlaufende fibrillenähnliche Figur bemerken, wie sie von Disse als charakteristisch für das Protoplasma der Riesenzellen geschildert wurde, doch glaube ich, dass diese Fibrillen vielleicht ein Kunstprodukt des Paraffinpräparates sind.

Eine charakteristischere Struktur als das Protoplasma zeigt der Kern. Er ist bedeutend grösser als der der Deciduazellen, seine Form ist in den Zellen auf der Höhe ihrer Funktion polygonal, oval, ellipsoid oder rundlich und seine chromatische Substanz zeigt eine eigentümliche Figur (vgl. Fig. A, B, Tafel 18/19). Das Chromatingerüst ist gröber als das gewöhnlicher Kerne, ist stellenweise knoten- oder blättchenartig angeschwollen und trägt 1—3 mit Hämatoxylin intensiv gefärbte Kernkörperchen. Diese liegen mehr exzentrisch, indem sie manchmal mit groben blattartigen Knoten des Chromatingerüstes zusammenhängen und je nach der Schnittrichtung oft Fortsätzen des Chromatingerüstes ähnlich sehen, weshalb von einigen Vorgängern angenommen wurde, dass der Kern der Riesenzellen keine Kernkörperchen habe.

Diese Riesenzellen besitzen auch mannigfache Fortsätze, von denen die nach innen (embryonalwärts) gerichteten feiner sind, während die nach der Peripherie und nach der Seite gerichteten dicker und blattförmig sind.

Durch diese Ausläufer verbinden sich die nebeneinander und auch die entfernter liegenden Zellen zu jenem weitmaschigen Netzwerk, dessen Maschen manchmal von Blutzellen ausgefüllt sind.

Über die Tätigkeit dieser Riesenzellen ist schon von vielen

Autoren geschrieben worden, besonders über ihre phagocytäre Eigenschaft. Goldmann hat die Aufnahme der roten Blutkörperchen und ihre Auflösung in den Riesenzellen beschrieben und durch verschiedene Färbemethoden nachgewiesen, dann berichtet er über ihre grosse Fettspeicherung aus den mütterlichen Gefässen und aus den phagocytierten, fettig degenerierten Leucocyten und anderen zerfallenden Decidualelementen. Über ihr Verhalten gegen Blutextravasate schreibt er, dass die Riesenzellen das Hämoglobin der mütterlichen Blutzellen derart modifizieren, dass es die Grenzmembran der Eianlage durchdringen kann und so dem Fetus zugeführt wird. Kolster, welcher früher über die Entstehung der Riesenzellen anderer Meinung war (siehe oben S. 524, Anmerkung), urteilt auch über ihre Phagocytose anders, er behauptet nämlich, dass die Deciduazellen durch die ganze Tragezeit hindurch sich hauptsächlich zu Riesenzellen umwandeln, und dass nur ein ganz geringer Teil des Deciduagewebes durch Degeneration direkt aufgelöst wird.

Über ihre Phagocytose spricht er fast nicht, sondern befasst sich hauptsächlich mit der Umwandlung der Deciduazellen zu Riesenzellen und mit der fettigen Degeneration der Endothelwand der Blutcapillaren. Von dieser fettigen Degeneration der Endothelwand der Blutgefässe behauptet er, dass sie nicht durch die Riesenzellen herbeigeführt werde, sondern dass diese selbst degeneriert und das so veränderte Endothel nur von den Riesenzellen aufgenommen wird. Durch diesen Zerfall der Gefässwand öffnen sich dann die mütterlichen Blutgefässe und die entstehende Blutextravasatmasse zerfällt allmählich, so dass die Blutzellen weder ihre ursprüngliche Form noch Grösse beibehalten. Endlich verwandeln sie sich zu kleinen Körnchen, welche sich bei den verschiedenen Tingierungen wie die Blutscheiben verhalten. Diese Zerfallsprodukte der Erythrocyten lagern sich dann in dem Lückensystem der Riesenzellen, wo

sie augenscheinlich aber nur kurze Zeit liegen bleiben. Kolster behauptet weiter, dass diese Granula dann später von den Riesenzellen aufgenommen werden, da diese ja in späterer Zeit so äusserst reich an die Hämoglobinreaktion gebenden Körnchen sind.

Sobotta berichtet, dass den Riesenzellen auch die Funktion zukomme, die mütterlichen Gefässe zu arrodieren und so die Blutextravasate zu erzeugen, welche für die Ernährung des Eies der Maus eine so grosse Rolle spielen. Ja, Disse (5) hat an seinen Präparaten nachgewiesen, wie eine vollständig fehlende Wand der erweiterten Blutlacune von Riesenzellen ersetzt wurde, d. h. der Zelleib verstopft die Öffnung der Gefässwand. Dadurch nun, dass die Wand nur so weit verletzt ist, als sie in direkter Berührung mit der Riesenzelle stehe, sei bewiesen, dass nur sie den Defekt verursacht hat, und dass von hier aus die allmähliche Zerstörung der Blutmasse beginne. Über die Phagocytose berichtet er, dass sie die Wand der Eikammer phagocytierten und das Symplasma in derselben aufnehmen, auch frässen sie nicht bloss gelegentlich, sondern immer und überall die Deciduazellen. Wo sie an Decidua angrenzten, wurde diese gelöst, das nicht gelöste gefressen und dann verdaut.

Ausser obigen Untersuchungsergebnissen der vorherigen Autoren, möchte ich auch noch einiges über meine eigenen Untersuchungen beifügen.

Mein Resultat über die Erforschung der Phagocytose der Riesenzellen möchte ich zusammenfassen in der Beantwortung folgender Fragen. In welcher Weise wird durch die Riesenzellen die Veränderung 1. der Gefässwände, 2. der mütterlichen Blutextravasate, 3. des Decidualgewebes veranlasst?

Meine vielen Präparate ermöglichen es mir die einzelne Fähigkeit der Riesenzellen genau zu erklären. Mit der schon oben angeführten Ansicht Disses, dass durch die phagocytäre

Fähigkeit der Riesenzellen das angrenzende Decidualgewebe entweder gelöst oder gefressen wird, stimmt auch meine Annahme überein. Meine Figuren zeigen deutlich, dass das Decidualgewebe in der Umgebung der Riesenzellen zu einer feinkörnigen, stark degenerierten Detritusmasse wird, während es an den entfernteren Stellen noch von formhaltigen Gebilden dargestellt wird.

Dadurch ist wohl klar erwiesen, dass sie durch ihre charakteristische Fähigkeit direkt das Deciduagewebe auflösen, wodurch immer, solange sie diese phagocytäre Eigenschaft besitzen, die ihnen zunächstliegenden Deciduazellen verschwinden, doch bleibt sich diese Fähigkeit nicht durch die ganze Gravidität gleich, da ja die Riesenzellen selbst im ständigen Wechsel des Entstehens und Verschwindens sich befinden.

Neben dieser Eigenschaft, das umliegende Gebilde aufzulösen, kann man auch die eigentliche Phagocytose beobachten, d. h. die Deciduazellen werden von den Riesenzellen direkt gefressen, indem sie die selten schon mehr oder weniger veränderten Zellen entweder einzeln oder gruppenweise in sich aufnehmen.

Woher kommt es nun, dass man bei dieser Funktionstätigkeit zweierlei unterscheiden kann, nämlich dass die Deciduazellen einesteils aufgelöst, andernteils gleich vollständig gefressen werden?

Nach meiner Untersuchung geht ein begrenzter, direkt von den Riesenzellen veränderter Bezirk so zugrunde, dass die in der Entstehungszeit an der noch nicht ausgebildeten Riesenzelle direkt an- oder in der Nähe liegenden Deciduazellen gleichzeitig mit der Entwickelung der Riesenzelle allmählich von diesen aufgenommen wurden, während das entfernter liegende Deciduagewebe mit der Zeit durch ihren Einfluss nur zu einer feinen Granulamasse verändert wurde.

Die aufgenommenen unveränderten Zellen wurden allmählich im Leib der Riesenzelle verdaut, indem zuerst das Protoplasma, dann der Kern zu einer formlosen Masse aufgelöst wird.

Neben der direkten Aufnahme von Deciduazellen oder deren Auflösung bewirken sie natürlich auch noch fettige Degeneration, wie dies durch Osmiumbehandlung deutlich nachgewiesen werden kann.

Als Einleitung für die Auflösung der Deciduazellen bezeichnet Disse die Bildung des „Symplasma". Ich halte es zwar für möglich, dass dieses von den Riesenzellen aufgenommen werden kann, glaube aber, dass diese Erscheinung für die Aufnahme durch Riesenzellen keine Bedeutung hat, wenn auch auf den Präparaten das sog. „Symplasma", i. e. nichts anderes als ein aus gewöhnlichen veränderten Deciduazellen entstandenes Gebilde ganz dicht an den Riesenzellen, teilweise auch innerhalb derselben liegen. Dies letztere kommt daher, weil das Symplasma einerseits immer die tieferen Schichten der Dicidua bildet, anderseits von den Riesenzellen nicht aufgenommen wurde und durch fettige Degeneration zugrunde geht. Und in der Tat zeigt sich dieses viel stärker fettig degeneriert als andere (deciduale) Zellen. Daraus folgt, dass das Symplasma nicht die Vorstufe zur Phagocytose der Decidua von Riesenzellen ist, sondern eine Vorstufe der Auflösung der Decidua darstellt.

Dadurch ist es klar geworden, dass das Deciduagewebe durch den Einfluss der Riesenzellen zugrunde geht, indem es also einerseits entweder Symplasma bildet oder gleich mehr oder weniger verändert von den Riesenzellen gefressen und verdaut wird; anderseits indem es von den Riesenzellen nicht aufgenommen wird, sondern durch ihren Einfluss zur feinkörnigen, homogenen „Detritusmasse" verändert wird. Vielleicht passieren dann beide die Blätter der Grenzmembran und dienen dem Embryo teilweise als Ernährungsstoff.

Die eigentümliche Verdauungsfähigkeit der Riesenzellen gegenüber der Decidua ist während der Dauer der Gravidität nicht ganz gleich, sondern erweist sich in der Mitte der Schwangerschaft als am stärksten und nimmt späterhin allmählich ab. Daher kommt es, dass in den späteren Stadien die verhältnismässig wenig veränderte Decidua noch in ziemlich dicken Schichten vorhanden ist, während die Riesenzellen selbst fast schon ganz verschwunden sind.

Die Fähigkeit dieser Zellen, das Deciduagewebe durch ihre ganze Dicke, von der Eikammer bis zur Begrenzungslinie, aufzulösen, ist somit sicher dargestellt, wenn auch diese ihre Eigenschaft nicht durch die ganze Tragzeit die gleiche bleibt und in den späteren Stadien die decidualen Zellen mehr oder weniger degeneriert sind. Man kann daher wohl behaupten, dass die Zellen der Decidua durch den Einfluss der Riesenzellen überall verändert werden und diese Veränderung je nach der Schichtenlage eine verschiedene ist, wenn auch die vollständige Auflösung der Decidua erst durch andere Mittel, z. B. den physikalischen Einfluss des Blutextravasates, veranlasst und durch die gleichzeitige Auflösung der Decidua oder der Neubildung der Uterushöhle, herbeigeführt wird.

Auch über die Degeneration der Gefässwand d. h. über die Arrosionsfähigkeit der Riesenzellen möchte ich hier noch kurz meine Anschauung äussern.

Die Widerstandskraft der Gefässwände gegen die auflösende Wirkung der Riesenzellen in der ersten Hälfte der Tragezeit ist bedeutend grösser als die der anliegenden Deciduazellen. Dies ergibt sich daraus, dass das Endothel der erweiterten, unregelmässig verlaufenden Gefässwand einerseits auf allen Schnitten bis an die Riesenzellen sich immer deutlich verfolgen lässt, anderseits die Gefässe noch vollständig wandhaltig verlaufen, während die dazwischenliegenden Deciduazellen fast formlos zugrunde gegangen sind (Fig. 16).

Die Gefässwand wird nun allmählich teils phagocytiert, teils löst sie sich durch Degeneration auf.

Oftmals sahen wir auf vielen Präparaten an der Peripherie — oder auch schon ein Stück nach innen zu — die noch deutlich erkennbare Endothelwand der Gefässe phagocytiert, manchmal war die stark degenerierte Endothelwand entlang dem

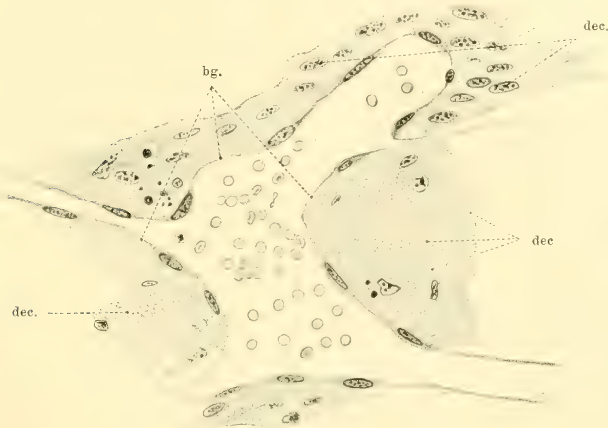


Fig. 16.
Schematisierte Darstellung der Rückbildung der Decidua. Die Wand der enorm erweiterten Blutkapillare ist noch vollständig erhalten. Das Deciduagewebe (dec) rechts und links von dem Blutgefäss ist zu einer formlosen, feinkörnigen Masse degeneriert.

Rande der Riesenzelle auch nur noch als strukturloser, homogener, einfacher Streifen erkennbar.

Daraus darf man wohl schliessen, dass das Endothel der Capillaren gleich den Deciduazellen von den Riesenzellen entweder aufgenommen oder zur Auflösung gebracht wird.

Da also der Widerstand des Gefässendothels ein grösserer ist als der der Deciduazellen, und ersteres seine Struktur bis

zuletzt beibehält, lässt sich behaupten, „dass zuerst die Auflösung der Decidua erfolgt und dann erst die Arrosion der Gefässwände beginnt“.

Aus den oben angeführten Gründen zeigt sich also auf den Schnitten bei beginnender Gefäss-Arrosion das Bild, dass das umliegende Deciduagewebe bereits vollständig verschwunden ist.

Da auch keine Gefässwand zwischen den Riesenzellen zu sehen ist, so umgibt sie das Blut in den Maschen direkt.

Über das Verhalten der Riesenzellen den Blutmassen gegenüber urteile ich folgendermassen:

Im allgemeinen fand ich in den Riesenzellen fast gar keine oder doch nur verhältnismässig wenig rote Blutzellen, dagegen ist es auffallend, dass nach der Mitte der Tragzeit die tiefer liegenden Zellen und besonders jene dachziegelartig angeordneten und an dem äusseren Rande der Placenta gelegenen von auf Hämoglobin reagierenden Kügelchen vollständig angefüllt sind.

Warum aber befinden sich im Körper der Riesenzellen so relativ wenig Blutzellen, wo diese doch direkt von Blut umgeben sind?

Phagocytieren die Riesenzellen wirklich nur so wenig rote Blutzellen?

Auf diese Fragen muss ich nach meinen Untersuchungen die Antwort geben, dass, wie ich dies schon früher einmal erwähnte, nicht alle Erythrocyten von den Riesenzellen aufgenommen werden, sondern die entfernter liegenden Blutzellen werden durch deren Einfluss so verändert, dass sie dann leicht die beiden Blätter der äusseren Dottersackwand passieren können; trotzdem ist die Menge der direkt zerstörten Blutzellen eine ziemlich grosse. Dass Obiges Tatsache ist, bestätigt eine vorsichtige Untersuchung. Meine Abbildung Fig. 17 zeigt sehr verschiedene Formen der durch die Riesenzellen phagocytierten

Blutzellen. Man sieht auf dieser Fig. 17 bei 3 den zellkernhaltigen Teil, den sog. Zellkörper. 2 zeigt den peripherischen Teil der Riesenzelle, in dem sich viele phagocytierte (Decidua-) Zellen befinden, welch letztere meistens nur noch den schon abgeplatteten Kern zeigen und viele noch formhaltige von Eosin



Fig. 17.

Funktionstätige Riesenzelle. In der Nähe ihres Kernes sind die zahlreichen phagocytierten mütterlichen Elemente bereits zu formlosen Gebilden umgewandelt worden. Stark verändert sind auch die ihr zunächst gelegenen Kapillarwände (Kw.).

nicht gleichmässig gefärbte Blutzellen, welche von den Riesenzellen wirklich phagocytiert wurden. In der Hauptsache sind diese Zellen aber schon zu formlosen Granula verändert, ein Riesenzellenfortsatz (Fig. 17, 1) enthält jedoch noch die eben phagocytierte Blutzelle in dem gleichen Farbenton, wie die gewöhnlichen.

Diese Erscheinung lässt daran denken, dass die Riesenzellen zwar tatsächlich sehr viele Erythrocyten fressen, doch sie auch ebenso schnell auflösen, um ihre Ausspeicherung seitens des Embryo zu erleichtern. Aus diesem Grunde sind in ihrem Protoplasma fast keine roten Blutzellen vorhanden oder sie liegen nur an der Peripherie ihres Zellkörpers, je nach dem Stadium ihrer Veränderung.

Nur solche Zellen, welche näher am Placentarrande im Bereiche der Decidua capsularis, und zwar an der Reichertschen Membran liegen, und jene, welche sich in der Placenta an der sog. „Umlagerungszone" befinden, enthalten manchmal kugelige, verschieden grosse Körperchen, welche auf Eosin gleichartig reagieren wie die roten Blutzellen, und diese Körperchen füllen dann gewöhnlich den ganzen Zellkörper aus. Ohne Zweifel sind dies keine Blutzellen, sondern Kugeln von Hämoglobinschollen, denn in den Riesenzellen waren, wie erwähnt, die Blutzellen teilweise noch deutlich vorhanden, teilweise waren diese schon verschiedenartige Kügelchen geworden mit einem blasseren Farbenton als die roten Blutzellen; letztere stellen einfache Granulationen dar, während die roten Blutscheiben in ihrer ihnen eigentümlichen Form vorhanden sind.

Weiter ergibt sich die Frage, warum diese eigenartigen Hämoglobinschollen den Leib der Riesenzelle vollständig ausfüllen, während dies bei den bisher geschilderten Riesenzellen nicht der Fall war.

Der Grund ist wahrscheinlich darin zu suchen, dass diese Hämoglobinschollen nur die älteren Zellen erfüllen, d. h. jene Riesenzellen, deren Resorptionsfähigkeit bereits nachgelassen hat, denn diejenigen Zellen, welche noch ihre volle Funktionsfähigkeit besitzen, verdauen ja bekanntlich die phagocytierten Blutzellen sofort. Diese hämoglobinhaltigen Riesenzellen kommen auch nur in der unmittelbaren Nähe der Grenzschicht der Fruchtblase vor und besitzen daher auch keine phagocytöse

Funktion gegenüber den Deciduazellen, anderseits haben solche Zellen einen charakteristischen Vorrat an Hämoglobin, denn, obwohl sie durch ihre tiefere Lage, z. B. an der Reichertschen Membran und am Ectoplacentarconus, keine phagocytäre Fähigkeit mehr haben, ist ihr Vorhandensein doch notwendig, da gerade an diesen Stellen (der dachziegelförmig angeordneten Riesenzellenformation oder an dem Placentarrand) sehr viele erweiterte Capillaren und grosse Blutextravasatmassen sich befinden. Diese Blutmassen werden nun von der tieferen Riesenzellenschicht einstweilen aufgenommen, wodurch sie dann so vollgepfropft aussehen.

Während also die roten Blutscheiben durch den Einfluss der Riesenzellen relativ leicht verändert werden, widerstehen ihnen die Leucocyten etwas länger. Manche Leucocyten werden nämlich nicht phagocytiert und zeigen sich (selten) im Leib der Riesenzellen selbst, oder bleiben in den Zwischenräumen der Riesenzellen liegen. Diese Leucocyten sah ich dann entweder gruppenweise oder einzeln dort lagern.

Bei den mit Osmium behandelten Präparaten finden wir in dem Körper der Riesenzellen verschieden grosse, durch Osmiumsäure schwarz gefärbte Pünktchen, die ohne Zweifel Fetttröpfchen sind. Gleichzeitig wird man auch annehmen dürfen, dass sie keine Degenerationserscheinungen der Riesenzellen darstellen, sondern dass diese von ausserhalb in die Riesenzellen hineingelangt sind und dann durch die letzteren resorbiert werden.

An solchen Präparaten liegt der charakteristische, grosse Kern in der Mitte des Zelleibes und ringsherum ist das Protoplasma mit zahlreichen Fetttröpfchen angefüllt. Weiter sehen wir an dem peripheren Teil noch verschiedene, aufgenommene Deciduazellen, welche teilweise formlos und stark fettig degeneriert sind. Unsere Fig. G Taf. 20 lehrt uns über die Resorptionserscheinung der Riesenzellen, dass der Zellkörper

durch solche resorbierte Fetttröpfchen bis dicht an den Kern vollgefüllt werden kann, während alle bisher erwähnten gleichfalls resorbierten roten Blutscheiben und das Hämoglobin immer nur an der Peripherie erschienen. Dies lässt sich dadurch erklären, dass die phagocytierten Deciduazellen innerhalb des Riesenzellenkörpers nicht so schnell, wie die roten Blutscheiben verändert werden, wenn sie auch vorher schon zu einem Symplasma umgebildet wurden oder sonstwie in Degeneration begriffen waren. Natürlich werden auch die Leucocyten fettig verändert, doch nach meinem Dafürhalten nicht so auffallend, weil die Phagocytose der Leucocyten durch die Riesenzellen sich nur in ganz geringem Massstabe vollzieht.

Nach meiner Anschauung werden die aufgenommenen und innerhalb der Riesenzellen vorhandenen Deciduazellen allmählich durch fettige Degeneration aufgelöst, während die nicht phagocytierten nur teilweise durch atrophische Veränderungen fettig degenerieren, wie ich das noch später genauer ausführen werde.

Über die Anordnung der Riesenzellen im Querschnitt des Uterushorns habe ich schon oben teilweise berichtet und möchte ich dies hier nochmals kurz zusammenfassen. Diese ist je nach dem Funktionszustande und dem Stadium der Gravidität keine gleichmässige und konstante. Eine besonders deutliche Veränderung der Riesenzellenaufstellung soll im folgenden geschildert werden. Bis zum elften Tage liegen sie in der charakteristischen Anordnung an der Ausmündungsstelle der U-förmig verlaufenden, erweiterten Schleimhautgefässe der mesometralen Decidua, indem sie ein unregelmässiges, weitmaschiges mehrschichtiges Netzwerk bilden, in dessen Zwischenräumen sich das Blutextravasat befindet. Diese Anordnung ändert sich aber nach dem 11. Tage. Die Riesenzellen bilden dann kein so weitmaschiges Netz mehr, sondern werden zu einem schmäleren, spaltförmigen Lückensystem. So schichtweise liegen die Riesen-

zellen z. B. an der Placentaperipherie, welche einen spitzigen, unvollständigen Rand hat, während sie antimesometralwärts allmählich verschwinden. Mesometralwärts lagern sie nämlich noch in 5—6 facher Schicht, an den seitlichen Teilen der Fruchtblase dagegen sind sie bereits bis auf 1—2 Reihen zusammengeschmolzen.

Entsprechend ihrem Funktionszustand ist auch die Form der Riesenzellen eine verschiedene, indem die nach aussen gelegenen Zellen komplizierter erscheinen als die mehr nach innen gelegenen.

Auf dem antimesometralen Teil gliedern sie sich in zwei, seltener drei Lagen und an den Seiten gewöhnlich in einer höchstens zwei Schichten.

Obige Aufstellung gibt nicht die wirklichen Lagerungsverhältnisse wieder, denn die Anordnung der Riesenzellen ist nicht nur inkonstant, sondern es ist auch je nach dem Stadium der Tragezeit und der Schnittrichtung ihre Funktion eine verschiedene. Trotzdem lassen sich aber folgende allgemeine Behauptungen aufstellen: Die Riesenzellen sind nicht bis zum Ende der Trächtigkeit vorhanden, sondern verschwinden schon geraume Zeit vor der Geburt, und zwar vollzieht sich diese Auflösung, indem sie an den Seitenteilen der Uterusanschwellung beginnt und dann allmählich auf den mittleren Teil der Verdickung des graviden Horns sich fortpflanzt. Dadurch geschieht es oft, dass man auf dem Querschnitt durch die grösste Ausbuchtung des Uterus vollständig intakte Riesenzellen beobachten kann, während sie an den Seiten schon starke, unregelmässige Degenerationserscheinungen zeigen.

Was die Rückbildung der Riesenzellen anbelangt, so soll darüber noch folgende Literaturangabe Näheres erklären: Kolster (17) schreibt über die Rückbildungserscheinung der Riesenzellen: Die Riesenzellen mit ihrem grossen Kern und ebensolchem Protoplasmaleib verändern sich, indem zuerst ihre

grossen, zahlreichen Fortsätze schrumpfen, darauf verkleinert sich allmählich ihr Zelleib bis schliesslich nur noch der nackte Kern den sich immer mehr entwickelnden Embryo umgibt. Bevor aber der Kern soweit kommt, hat er selbst noch bedeutende regressive Veränderungen durchzumachen. Er büsst zuerst ebenfalls an ihrer Grösse ein, zerfallen und spalten sich teilweise, und in der späteren Tragezeit findet man auch ganz regelmässig, der feinfaserigen Hülle anliegende, langgestreckte schmale kompakte Körper, welche nur dadurch, dass sie sich mit allen versuchten Kernfärbemethoden intensiv tingieren lassen, ihren einstigen Ursprung verraten. Ausser einzelnen Fäserchen, durch welche sie noch mit entfernteren Riesenzellen zusammenhängen, liesse sich kein Zelleib mehr auffinden.

Die Degeneration der Riesenzellen an der Placentarseite beschreibt er wie folgt: Hier verändere sich zuerst der Kern zu einem verklumpten Chromatingerüst, werde dann eckig etc., bis er nur noch kompakte Chromatinfärbung zeigende Klumpen bilde. Gleichzeitig zerfalle auch das mit Degenerationsprodukten angefüllte Protoplasma.

Disse (4) dagegen berichtet: Man findet ja auch innerhalb der Eikammer stets Riesenzellen mit deutlicher Erscheinung der Rückbildung. Das Protoplasma nimmt an Masse ab, vacuolisiert sich und schliesslich sieht man den grossen Kern entweder nackt oder mit einer dünnen Protoplasmahülle, die nach ihrem Bau nur Riesenzellen angehören konnte, umgeben.

Als Regel gilt nach Kolster, dass die an der innersten Schicht der Eikammer liegenden Zellen allmählich zugrunde gehen, während die äusseren Lagen immer die Neubildungen liefern.

Über die Rückbildungserscheinungen der Riesenzellen stimmen die obigen Angaben von Kolster mit meinen Ergebnissen überein, wenn auch manchmal ganz umgekehrte Er-

scheinungen zu sehen waren, doch traf sich dies meistens nur bei den Präparaten vom 14.—15. Tage, in der Zeit vom 8.—12. Tage ist diese Untergangserscheinung eine ganz seltene.

Bis zum 12. Tage sah ich nur an der innersten Schicht der Eikammerwand stark abgeplattete, verhältnismässig wenig protoplasmahaltige Zellen, mit plattem ellipsoidem Kern und mit verschiedenen, sehr langgestreckten Fortsätzen.

Solche Zellen mit diesen polygonalen oder abgeplatteten Formen und den ziemlich lang verlaufenden Fortsätzen möchte ich für eine Vorstufe des Zellunterganges halten, doch will ich dies nicht mit absoluter Sicherheit behaupten, da die Zellen in obigem Zustand noch ihre Funktionstätigkeit (besonders dem Blutextravasat gegenüber) behalten haben.

Ausser den Zellen mit langverlaufenden Fortsätzen, bemerkte ich auch noch abgeplattete Riesenzellen mit abgestumpften, ganz kurzen Fortsätzen, welche vielleicht noch weiter veränderte Stadien vorstellen, doch ist dies nicht einwandfrei bewiesen, da ja, wie bereits erwähnt, diese Degenerationserscheinungen erst vom 13. Tage ab ein genaues Studium ermöglichen.

Nach meinen Untersuchungen vollzieht sich der Untergang der Riesenzellen wie folgt (Fig. F, Tafel 18/19):

1. Das Protoplasma wird blasser und nimmt stellenweise einen ungleichmässigeren Farbton an, im Zellkern ist das Kernkörperchen deutlicher zu sehen als an den gewöhnlichen noch tätigen Zellen, auch ist es mehr hellviolett (chromatinärmer?), während es bisher tief dunkelviolett gefärbt erschien.

2. Der Zellkörper plattet sich ab, die Zellgrenze wird undeutlicher und verläuft parallel mit der Oberfläche der Reichertschen Membran. Der Kern ist ebenfalls stark abgeplattet, langgestreckt und unregelmässig ellipsoid. Seine Struktur hat sich bedeutend verändert; entlang der Kernmem-

bran verläuft ein dunkler gefärbter Saum, von welchem aus sich unregelmässige Fortsätze nach innen erstrecken, wodurch die Kernstruktur ein tiefblaues, unregelmässiges, stacheliges Aussehen erhält, und dazwischen liegen unregelmässige stäbchen- oder keulenartige, violettfarbige Kernkörperchen (durch Abnahme der Basophilie). Mit anderen Worten, die Kernkörperchen sind nicht mehr einzelne, runde Kügelchen, sondern haben jetzt unregelmässige Gestalt angenommen (a).

3. Während sich dann die Protoplasmamasse mehr und mehr aufgelöst hat, gehen auch mit dem Kern weitere Veränderungen vor sich, indem er aus obiger Figur allmählich zu einer körnchenhaltigen, homogenen, tiefblauen Form sich entwickelt und die etwa noch vorhandenen helleren Stellen verschwinden (b).

4. Darauf verändert sich der Kern weiter. Er wird zu einer stark abgeplatteten Scheibe, seine Struktur wird zu einfacheren, körnigen von blauer Farbe und um das Kernkörperchen, welches noch kleiner geworden, violettfarbig und entweder langgestreckt oder rundlich ist, legt sich ein eigentümlicher, s c h m a l e r, h e l l e r S a u m. Wo der Kern mehr als ein Kernkörperchen hat, wird jedes einzelne von einem solchen homogenen Saum umgeben (c).

5. Die Veränderung der Riesenzelle schreitet fort, indem sich das Protoplasma, wenn möglich noch mehr ändert, wobei der Kern mit einer Seite schon bereits frei an der Oberfläche liegt, während ihn auf der anderen Seite noch der Zelleib umgibt.

Der Kern selbst ist nicht mehr scheibenförmig, sondern höckerig und unregelmässig, auch färbt er sich im allgemeinen entweder intensiver wie in den vorherigen Stadien oder schon mehr violett. Kernkörperchen und der helle Saum haben keine Grenze mehr, sondern sind so mit der dunklen Kernsubstanz verwachsen, dass man es nur durch den eigenen,

mehr rötlichen und helleren Farbton von dem übrigen, veränderten Kern unterscheiden kann (d).

6. Der stark veränderte Kern kommt jetzt in das letzte Stadium, d. h. der Kern ist nun vollkommen strukturlos und gleichmässig dunkler violett, von unregelmässiger Gestalt (e—f) und nackt (ohne Protoplasmasaum) daliegend, oder er ist nur von ganz wenig Protoplasma umgeben.

Natürlich verläuft diese Veränderung nicht bei allen Zellen genau nach diesem Schema, sondern manchmal vollzieht sich der Untergang viel schneller, indem Protoplasma und Kern gleichzeitig von der Degeneration ergriffen werden, oder indem der Kern sich früher umgestaltet als das Protoplasma. Gewöhnlich bleibt das Protoplasma bis in die spätere Zeit der Gravidität erhalten, wenn es dann auch schon sehr zusammengeschmolzen, und ungleichmässig geworden ist. Manchmal ist der Kern schon spurlos aufgelöst, während sich noch fadenförmiges und dünnblätteriges Protoplasma entlang der Oberfläche der Reichertschen Membran hinzieht. Eigentümliche Untergangserscheinungen der Riesenzellen habe ich an Präparaten vom 14. Tage der Gravidität beobachtet. Die Riesenzellen sind hier nicht so bedeutend verkleinert, vielmehr ziemlich grossflächig und beinahe quadratisch mit langen Ausläufern. Mit ihrer breiten Basis liegen sie an der Reichertschen Membran an und ihr freier Rand stösst an stark degenerierte Deciduazellen, doch zeigt sich zwischen beiden eine scharfe Grenze, während zwischen den funktionslosen Riesenzellen keine Grenzen vorhanden sind. Ihr Protoplasma färbt sich etwas rot, d. h. es ist sicher schon verändert worden und zwischen den langen Fortsätzen liegen Blutextravasatmassen mit zahlreich eingelagerten Leucocyten. Die roten Blutzellen selbst sind noch unverändert. Der Kern ist auch noch ziemlich gross, doch sind die Zellen sicher schon ausser Funktion, weil ihr Protoplasma bereits stark degeneriert

ist und der Kern nicht mehr die gewöhnliche, charakteristische Struktur hat. Vielleicht sind solche Zellen rapider zugrunde gegangen (Fig. 18).

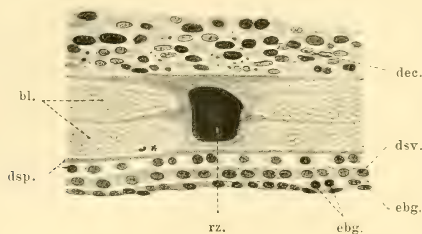


Fig. 18.
Eigentümliche Rückbildungserscheinung der Riesenzelle (schematisiert). Vergr. 300: 1.

Noch eine andere eigentümliche Untergangserscheinung der Riesenzellen habe ich besonders in der Nähe des Placentarrandes, d. h. in dem mehrschichtigen Abschnitt der Riesenzellenlage

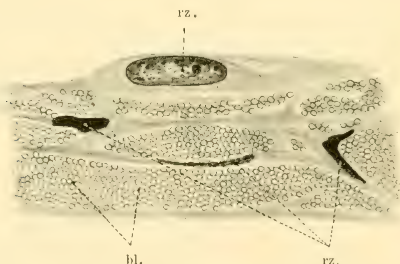


Fig. 19.
Schema der Rückbildung einer Riesenzelle. Vergr. 300: 1.

beobachtet. Durch die an dieser Stelle lagernden grossen Blutextravasatmassen gehen diese Zellen hier sehr rasch zugrunde, vielleicht weil sie durch das Extravasat stark gedrückt werden. Sie bekommen daher eine merkwürdig sternförmige Gestalt,

wobei sie sehr wenig Protoplasma und einen stark tingierten Kern enthalten (Fig. 19).

Nach diesen Befunden muss man also einen langsamen Untergang der Riesenzellen annehmen, wobei diese allmählich aufgelöst werden, und eine rapide Veränderung, wodurch die oben geschilderten eigentümlichen Formen entstehen.

Der Untergang der Zellen der Decidua, besonders der Decidua capsularis.

Gleichzeitig mit der Festsetzung der befruchteten Eier in der seitlichen Ausbuchtung der Uterushöhle der Maus ändert sich auch das Schleimhautgewebe, welches die Wand dieser Höhle auskleidet. Es verdickt sich durch enorme Zellvergrösserung ganz bedeutend, und zwar werden die Zellen dieses verdickten Schleimhautgewebes gegenüber denen der nicht decidual veränderten Bezirke ganz abnorm gross. Sie sind polygonal, haben feinkörniges, getrübtes, acidophiles Protoplasma mit einem, manchmal auch zwei grosse Kerne. Dieses Gewebe ist die Decidua.

Über seine Struktur möchte ich, da sie von anderen Autoren vor mir schon ziemlich genau beschrieben wurde, nichts hinzufügen. Ebenso dürfte es als bekannt gelten, dass durch die Art der Festsetzung des Eies in der Uterusschleimhaut und der Ausbildung der Fruchtblase innerhalb dieser allmählich eine, wenn auch durchaus unvollkommene Zweiteilung der Decidua eintritt, von welcher der antimesometral gelegene, durch die wachsende Fruchtblase immer stärker gedehnte Abschnitt als Decidua capsularis bezeichnet wird, während man den der Placentaranlage genäherten und später in die Placentarbildung als mütterlichen Anteil dieser übergehenden Abschnitte als Decidua basalis bezeichnen kann. Durch Ausbil-

dung des neuen Uteruslumens auf der antimesometralen Seite (das alte mesometrale geht im Bereich der Uterusanschwellung zugrunde) kommt erstgenannter Teil der Decidua an das Uteruslumen zu liegen und kapselt die Fruchtblase gegen letzteres ab (Decidua capsularis). Er wird noch vor der Geburt vollkommen resorbiert.

Ich habe schon bei der Beschreibung der Riesenzellen auch gleichzeitig manches über Rückbildungsvorgänge innerhalb der Decidua eingeflochten, da diese ja hauptsächlich durch den Einfluss der Riesenzellenfunktionen veranlasst wird. Aus diesem Grunde möchte ich mich nachher in der Darstellung dieser Degenerationserscheinung möglichst kurz fassen. Ich habe mich hauptsächlich mit dem Studium folgender Fragen befasst: Auf welche Weise zeigen sich die Degenerationserscheinungen an der Decidua? Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Untergang der Decidua (capsularis) und der Funktionstätigkeit der Riesenzellen? Die Rückbildung der Decidua capsularis in histologischer Hinsicht.

Zur Beantwortung dieser Fragen habe ich Präparate der verschiedenen Altersstufen untersucht, da ja bekanntlich Rückbildungserscheinungen der Decidua gleichzeitig mit dem Untergang des Uterusepithels in relativ frühen Stadien der Gravidität einsetzen und durch immer weiter fortschreitende Vergrösserung der Fruchtblase veranlasst bis zum Schluss der Gravidität andauern.

Gleichzeitig mit dem Verschwinden des Uterusepithels setzt auch die Tätigkeit der Riesenzellen ein und auch die Blutextravasate üben einen Einfluss auf die Rückbildung der Deciduazellen aus. Da schon mehrere Voruntersucher über die erste Zeit der Rückbildung des Decidualgewebes richtige Schilderungen veröffentlicht haben, glaube ich mich auf den Zeitraum vom 8. Tage bis kurz vor dem Wurfe beschränken zu können,

auf die Zeit, in der namentlich die Ausbildung der Decidua capsularis und ihre spätere völlige Auflösung erfolgt.

An den Präparaten vom 8.—9. Tage bemerkt man an der decidualveränderten Schleimhautlage drei ineinander übergehende Schichten, eine innere, mittlere und äussere Schicht, welche von einer äussersten Zellreihe, der schon öfters genannten „Grenzschicht" umgeben sind.

Bei meiner Ausführung über den Untergang der Decidua capsularis möchte ich zwei Hauptstadien unterscheiden: 1. das vor der Neubildung der Uterushöhle an der antimesometralen Seite der Fruchtblase, 2. das nach der Neubildung der Uterushöhle. Dieser letztere Vorgang zeigt das eigentümliche Verhalten, dass er von den seitlichen Abschnitten aus nach der grössten Ausbuchtung der graviden Uterusanschwellung so allmählich fortschreitet, dass er an den Randabschnitten schon vollendet ist, während die gleiche Erscheinung im mittleren Teil noch gar nicht erkennbar ist.

In den ersten hier beschriebenen Stadien (8. Tag) ist von einer Neubildung der Uterushöhle noch nichts zu sehen, wohl aber gewahrt man an dem Querschnitt ausserhalb der Grenzschicht, also nicht in der Decidua, sondern in der unveränderten Schleimhaut quer oder schief getroffene Drüsenreste. Die mittlere Schicht ist am dicksten und zeigt typische Deciduazellen und dazwischen verlaufen etwas erweiterte Capillaren. Die innere Schicht ist schon stark verändert und hat je nach der Einflusswirkung der Riesenzellen mannigfaltige Struktur und Zeichen beginnender Auflösung, denn selbstverständlich muss die Eikammer, d. h. der von der Fruchtblase eingenommene Raum innerhalb der Decidua sich mit dem Wachstum der Fruchtblase vergrössern, was nur durch Einschmelzung von Decidualgewebe entstehen kann. Ich möchte hierbei nochmals darauf hinweisen, dass die Veränderung der

Decidua an der Innenschicht im Anfangsstadium nur auf den Einfluss der Riesenzellen zurückzuführen ist.

Aus dieser Erscheinung ergibt sich die schon öfters erwähnte Tatsache, dass die Riesenzellen bei der Veränderung der Deciduazellen eine grosse Rolle spielen, und dass die zunächstliegenden Zellen direkt phagocytiert werden, während entfernte auf andere Weise degenerieren.

Dies ist eine merkwürdige Tatsache, über die ich hier etwas eingehender berichten möchte.

1. Wenn die Riesenzellen auf die Decidua einzuwirken beginnen, so differenzieren sich die ihnen zunächstgelegenen Deciduazellen in zwei Lagen, welche ineinander übergehen und sich mit der mittleren unveränderten Decidualschicht verbinden. Von diesen beiden Lagen besteht die innere entweder schon aus dem typischen Symplasma oder aus einzelnen, unregelmässigen Zellen mit wenig Protoplasma, die äussere hat noch grössere (jedoch auch schon auf die Hälfte der gewöhnlichen Deciduazellen verringerte) höckerige, polygonale Zellen mit eingelagerten erweiterten Capillaren.

Ist das Stadium schon ein vorgerückteres, so unterscheidet man folgendes:

2. Das Symplasma oder die stark verkleinerten dicht beisammenliegenden Zellen sind schon von den Riesenzellen aufgenommen und bei den bisher entfernter (von der Riesenzelle) gelegenen Zellen schwindet das Protoplasma noch mehr (so dass es nur noch in ganz dünnem Saum den Kern umgibt), sie werden sternförmig und verbinden sich durch feine, lange Fortsätze zu einem charakteristischen Netz; dazwischen kann man stark erweiterte Blutcapillaren mit noch vollständig intakter Endothelwand wahrnehmen.

Als Charakteristikum für dieses Stadium gilt wohl die radiale Anordnung des Netzes aus den stern-

oder spindelförmigen Zellen um die Riesenzellen (Fig. A, Tafel 18/19). (Diese Gruppierung bemerkt man nur bei den um die Riesenzellen liegenden Elementen.)

3. Im Laufe der weiteren Degeneration verschwindet die radiäre Gruppierung der Deciduazellen und an ihrer Stelle bemerkt man strukturlose, gleichartige Granulagebilde, nur hier und da begegnet man vereinzelten Leucocyten oder geringen Zellresten (Fig. B, Tafel 18/19). Die von den Riesenzellen aufgenommenen Zellgruppen haben sich in ihrem Protoplasmaleib allmählich auch zu kleinen, unregelmässigen Körnchen oder granulaähnlichen Formen verändert, merkwürdig ist dabei jedoch die Erscheinung, dass phagocytierte Zellen später aufgelöst werden als die nicht direkt aufgenommenen.

Durch Behandlung mit Osmiumsäure findet man, dass die Ausbreitung des Fettes über die Decidua capsularis eine vollständige ist, und auch in dem noch nicht aufgenommenen Symplasma sind Fettkügelchen oder Fetttröpfchen in verschiedener Anzahl gut nachweisbar, ein Beweis dafür, dass nicht das gesamte Symplasma von den Riesenzellen phagocytiert wird, sondern teilweise auch durch fettige Degeneration zugrunde geht (Fig. H).

Ebenso zeigen jene Zellen, welche infolge ihrer nahen Lage zu den Riesenzellen von diesen später aufgenommen werden, in den verschiedensten Formen fettige Entartung.

In den von den Riesenzellen entfernter gelegenen Schichten der Decidua, deren Zellen im Laufe ihrer Veränderung die oben erwähnten netzartigen Gewebe und die Granulamasse bilden, gelang es, trotz der genauesten Untersuchung, nicht solche Fetttropfen nachzuweisen.

Ich glaube deshalb behaupten zu dürfen, dass in diesem Zeitabschnitt der Untergang der Decidua jedenfalls teilweise durch fettige Entartung herbeigeführt wird. Diese erstreckt sich auch auf das zum Teil von den Riesenzellen aufgenommene

Symplasma. Auch einzelne Zellen werden von ihr ergriffen, indem sie phagocytiert werden; wenn sie jedoch nicht von den Riesenzellen gefressen werden, verschwinden sie durch einfache Atrophie.

Fettige Veränderung des Gefässendothels vor den Deciduazellen war an keinem einzigen Präparate zu beobachten. Vielmehr scheint es Tatsache zu sein, dass die Gefässwände bis zuletzt relativ unverändert bleiben, wenn auch die Capillaren regellos erweitert sind. Diese werden zuletzt von den Riesenzellen direkt angefressen, oder sie gehen auch selbständig zugrunde, während das ganze umgebende Deciduagewebe schon längst aufgelöst wurde. Man kommt deshalb zu der Annahme, dass die Degeneration der Gefässwände die letzte Erscheinung der Auflösung des Deciduagewebes in diesem Stadium ist. Trotz solcher starker Veränderung der Innenschicht wurde die mittlere Lage bis zu diesem Zeitpunkt von den Entartungserscheinungen noch nicht ergriffen, sie zeigt sogar noch hier und da Kernteilungen. Nur an den Übergangsstellen zu der inneren Zellenlage macht sich bereits der degenerierende Einfluss der Riesenzellen bemerkbar.

Auch zeigen diese mittleren Lagen bei Osmiumfärbung nur ganz wenig Fett, ein Zeichen für ihre vollständig intakte Funktionstätigkeit, nur im Grenzgebiet zwischen „Grenzschicht" und der inneren Schicht sah ich stellenweise ganz feine Fetttropfen, doch halte ich von diesen, dass sie mit der fettigen Degeneration der Deciduazellen in keinem Zusammenhang stehen, da ich an dieser Stelle gruppenweises Auftreten vollständig vermisst habe.

Die mittleren Lagen der grossen, polygonalen Zellen ändern ihre Gestalt nach aussen, indem sie an Protoplasmamasse abnehmen, und abgeplattet oder spindelförmig parallel nebeneinander verlaufen.

An Präparaten, bei welchen die Hämatoxylin-Eosin-Färbung

gut gelungen ist, kann man noch den Unterschied zwischen den Grenzschichtzellen und diesen spindelförmigen Zellen wahrnehmen.

Die Rückbildung verläuft also in diesen späteren Stadien nicht mehr so einfach wie in den früheren, denn am Anfang ist diese Degeneration ja eigentlich nur auf die innere Zone beschränkt, von welcher aus sie ganz allmählich um sich greift; und erst mit der Neubildung der Uterushöhle und der Ausbildung einer eigentlichen Decidua capsularis beginnen die Veränderungen auch in den äusseren Schichten des Decidualgewebes.

Merkwürdig ist, wie ich dies schon früher erwähnte, dass sich das Deciduagewebe durch den Einfluss der Riesenzellen ziemlich schnell verändert. Dass jedoch diese nicht allein ausschlaggebend für seine Degeneration sind, geht wohl daraus hervor, dass in den späteren Stadien die Riesenzellen bereits vollkommen untätig geworden sind, während doch noch ein ziemlich dickes Deciduagewebe vorhanden ist, das ohne direkten Einfluss seitens der Riesenzellen degeneriert. Somit ist die Annahme zwingend, dass für die vollständige Auflösung des Decidualgewebes auch noch andere Ursachen mithelfen müssen.

Solche Einwirkungen anderer Art sind nach meinem Dafürhalten die Neubildung der Uterushöhle, verbunden mit dem Entstehen der Blutextravasatmassen und anderseits eine charakteristische Entwickelung der Epithelzellen des Dottersackentoderms. Hierbei darf man aber nicht vergessen, dass die Deciduazellen in diesem vorgerücktem Stadium wohl fast überall schon einen Anstoss zur Degeneration erhalten haben und gewisse histologisch zum Teil wohl nicht erkennbare Veränderungen zeigen. Auf der Fig. C, Taf. 18/19, welche den veränderten histologischen Bau der Decidua kurz vor Neubildung der Uterushöhle darstellt, erkennt man drei Decidualagen. 1. Eine innere von abgeplatteten, un-

tätigen, stark veränderten Riesenzellen oder Resten solcher. Dazwischen lagern die noch mehr formhaltigen Blutzellen des Extravasates. An der Peripherie der Riesenzellen liegen basophile (mit Hämatoxylin intensiv gefärbte), unregelmässige Körnchen, welche ohne Zweifel Reste degenerierter Deciduakerne sind. 2. Eine mittlere Lage, bestehend aus spindelförmigen, abgeplatteten Zellen mit dem Kern in der Mitte oder am Grunde. Der Kern hat eine nicht immer wahrnehmbare homogene, stark tingierte Struktur. 3. Eine äussere, ganz wenig veränderte; sie ist aus faser- oder spindelförmigen, dicht nebeneinander verlaufenden Zellagen zusammengesetzt, welche sich auch bei schwacher Vergrösserung als dunklerer Streifen wahrnehmen lässt.

Auffallend ist dabei, dass sich in den beiden Zwischenschichten zwischen den drei Zellagen keine Gefässwände zeigen, wo doch die Deciduazellen als spindelförmige Gebilde noch relativ dicht beieinander liegen.

Man kann wohl annehmen, dass die Verhältnisse der Degenerationsweise der Gefässe (Capillaren) und Deciduazellen sich in dem späteren Stadium, d. h. in der Zeit nach Beginn der Neubildung der Uterushöhle (also in der Decidua capsularis), gerade umgekehrt abspielen, als in dem früheren, denn während anfangs die Gefässwände bis zum Schluss der ersten Periode hartnäckig widerstanden, gehen sie jetzt vollständig zugrunde und die veränderten Deciduazellen bleiben erhalten, da die Decidua capsularis keine Riesenzellen mehr enthält.

Nach diesen Ausführungen muss man annehmen, dass das Deciduagewebe durch den Einfluss der Riesenzellen zwar stark verändert, jedoch nicht zur vollständigen Auflösung gebracht wird, während die eingelagerten Gefässendothelien ganz zur Einschmelzung gelangen. In den ersten Stadien der Degeneration der Decidua, namentlich bei der durch das Wachstum der Fruchtblase nötig werdenden Vergrösserung der Eikammer, spielt

also der Einfluss der Riesenzellen die Hauptrolle. Später, besonders bei der Auflösung der Decidua capsularis, fehlen die Riesenzellen und der Prozess vollzieht sich nun in folgender Weise: Als fast regelmässige Begleiterscheinung der Neubildung des Uteruslumens gilt das Auftreten von Blutextravasatmassen zwischen der Aussenfläche der Decidua capsularis und der neugebildeten Epithelfläche. Nur äusserst selten fand ich eine solche Lumenregeneration ohne den Blutaustritt, doch ist das im Prinzip ja gleich, weil sein anfängliches Fehlen später doch eintritt.

Wenn also diese Extravasatbildung den neuen Aufbau der Uterushöhle begleitet, so geht die deciduale Veränderung schneller vor sich, und zwar ändert sich dann die äusserste sog. Begrenzungsschicht zuerst. Die fast formlosen Zellen degenerieren schnell zu ungleichmässigen, strukturlosen und mit Hämatoxylin tingierbaren Körnchen, welche einzeln oder in Gruppen in dem entstandenen Blutextravasat auftreten. (Bisher war diese Grenzschicht durch die grössere Entfernung von den Riesenzellen nur wenig verändert worden und das Endothel der Capillaren ganz unversehrt.)

Dadurch also, dass sich die regellosen Zellen der äusseren Schicht der Decidua capsularis mit den Blutzellen und anderen Zellresten stark vermischt haben, zeigen sie sich ganz nahe dem vollständigen Zerfall, während die mittlere Zelllage noch ziemlich viele spindelförmige, wenn auch schon erheblich verkürzte, Zellgebilde aufweist. Ihre Kerne sind strukturlose, homogene und intensiv gefärbte Elemente. Zwischen diesem Gewebe liegen nur sehr wenige Blutzellen zerstreut. Die innere Schicht, welche durch ihre Lage bisher am meisten von den Riesenzellen verändert war, besteht aus sehr stark veränderten, ungleichmässigen, regellosen Deciduazellkernresten, welche durch das Hämatoxylin stark gefärbt sind und die zuweilen noch ein Protoplasmarest umgibt. Zuweilen bemerkt man auch einige mehr oder weniger

degenerierte Riesenzellen. In dieses ganze ungleichmässige und unregelmässige Netz sind gruppenweise die Blutzellen eingelagert (siehe Taf. 18/19, Fig. D).

Ich halte diese Strukturveränderung des Gewebes der Decidua capsularis für einen Vorgang, der hauptsächlich durch das Blutextravasat hervorgerufen wird, denn die Auflösung der äusseren Schicht richtet sich immer nach dem Vorhandensein solcher Blutmassen. War viel Extravasat vorhanden, so geschah die Degeneration schneller und intensiver, war dagegen nur geringe Menge da, so vollzog sie sich nur langsam. Fehlte jedoch der Blutaustritt vollkommen (wie ich dies ausnahmsweise ja auch angetroffen habe), so blieb auch die Begrenzungsschicht unverändert und nur die Neubildung der Uterushöhle schritt vorwärts.

Es zeigt sich also, bei der fortschreitenden Auflösung der Decidua capsularis ein prinzipieller Unterschied gegenüber den Degenerationserscheinungen der Decidua in den früheren Stadien, indem bei der Decidua capsularis die Auflösungserscheinungen an der äussern wie an der innern Fläche beginnen.

Die Auflösung der äusseren Deciduaschicht schreitet fort, indem sich die Blutzellen des Extravasates zu einer formlosen, feingranulösen, homogenen Masse auflösen, welche auf Eosin blass reagiert. Nur einzelne Zellen zeigen noch ihre eigentliche Form und eine intensive Eosinfärbung. Die spindelförmigen, verhältnismässig wenig veränderten Zellen der mittleren Schicht haben in der Hauptsache ihren Kern verloren und ihr Protoplasma reagiert dann nur schwach und homogen auf Eosin, während dazwischenliegende Blutzellen sich noch intensiv färben lassen. Die Menge des Blutextravasates hat mehr und mehr zugenommen. In dieser Lage vollzieht sich also die Deciduarückbildung gerade umgekehrt wie oben. Hier verschwindet der Kern restlos und die Zellkörper bleiben, oben vergeht das Protoplasma spurlos und die Kerne oder Kernreste erhalten

sich noch lange als Körnchen in dem Extravasat. Auffällig ist, dass in der Decidua capsularis die roten Blutkörperchen relativ lange intakt bleiben, länger als die Deciduazellen, so dass erstere schliesslich die einzigen geformten Elemente des aus der zugrunde gegangenen Decidua gebildeten Symplasma sind. Es hängt das mit der Abwesenheit der Riesenzellen zusammen, welche in früheren Zeiten den scholligen Zerfall der Extravasate verursachten (siehe oben S. 533).

Der Bau der veränderten Deciduagewebe wird mit der fortschreitenden Degeneration immer einfacher. Die ganze Schicht zeigt keine Struktur mehr und die mittlere und innere Zellenlage erscheint allmählich nur noch als eine homogene, kernlose, blasse Masse von Deciduazellresten, welche entweder noch durch eine Zellgrenze getrennt werden oder zu einem formlosen Bilde zusammengeflossen sind. Diese einzelnen oder zusammenhängenden Zellenkomplexe verändern sich rasch noch weiter, indem sie vollständig aufgelöst werden und dann eine homogene Granulamasse bilden.

Natürlich sind diese Granula nicht bloss die am stärksten veränderten Reste decidualer Zellen, sondern sie sind zum Teil auch die aufgelösten Elemente der Blutzellen, welche schliesslich ebenfalls zugrunde gehen. Diese beiden bilden jetzt also eine morphologisch ganz gleichartige Granulamasse, die zu nichts anderem dient, als die Nahrung des Embryo „die sog. Embryotrophe".

Stellenweise sieht man in den stark veränderten Gewebsresten noch unverändert übrig gebliebene, an ihrem typischen Kern leicht erkenntlich, Leucocyten und andere verschieden grosse rundliche Elemente (siehe Fig. P) mit einem einzigen elliptischen oder runden Kern. Diese Gebilde selbst sind manchmal von ganz bedeutender Grösse, homogen und bald heller, bald dunkler gefärbt.

In diesem letzten Stadium der Auflösung der Decidua capsu-

laris gibt es keine einzelnen roten Blutzellen und Deciduazellenreste mehr, sondern alles ist zu einer homogenen Masse verwandelt worden, der „Embryotrophe". Diese Embryotrophe wird von dem Embryo dann mit der Zeit resorbiert, und zwar geschieht die Mengenabnahme ziemlich schnell, da sie leicht die Scheidewand der lateralen Dottersackwand passieren können. Ein ganz minimaler Rest dieser Embryotrophe ist an der der Oberfläche der lateralen Wand der Dottersackshöhle bis zur Geburt vorhanden.

Während bei der Vergrösserung der Eikammer deren deciduale Wandung eine ganz allmähliche Einschmelzung erfuhr, zerfällt die Decidua capsularis, sowie sie durch das fortschreitende Wachstum der Fruchtblase einen gewissen Grad der Verdünnung erlitten hat, fast ihrer ganzen Breite nach auf einmal. Die mit Osmiumsäure gefärbten Präparate zeigen werkwürdigerweise, dass das Auftreten der Fetttröpfchen im Gewebe der Decidua capsularis nicht gleichartig mit dem in den früheren Zeiten ist. Ehedem schienen nämlich nur die direkt von Riesenzellen phagocytierten Deciduazellen oder das Symplasma atrophisch degeneriert, während sich jetzt bei der Mehrzahl nur einfachere atrophische Veränderungserscheinungen zeigen, in der Hauptsache aber doch schon fettig entartet sind.

Dieses verschiedenartige Verhalten der Deciduazellen der beiden Perioden ist eine sehr interessante Erscheinung, weshalb ich die beiden Tatsachen einander gegenüberstellen möchte. In der ersten Zeit (vor dem 12. Tage) ist die fettige Entartung nur auf die phagocytierten Zellen und das Symplasma beschränkt, im allgemeinen zeigen die Deciduazellen jedoch nur atrophische Entartung und die dazwischenliegenden Gefässe, wenn auch stark erweitert, besitzen, trotzdem dass die umgebenden Gebilde alle schon resorbiert sind, ihr Endothel noch. Im späteren Stadium (nach dem 12. Tage) dagegen ist die fettige Entartung allgemein und das Endothel ist verschwunden.

Die Neubildung der Uterushöhle.

Bekanntlich wird die implantierte Keimblase der Maus nach Verlust des ursprünglichen Uterusepithels allseits direkt von gewucherter Schleimhaut, der Decidua, umhüllt. Auch die bereits erwähnten Uterusdrüsen waren mit Ausnahme ihrer in dem unverändert gebliebenen Schleimhautgewebe verborgenen Endstücken obliteriert. Dadurch wurde eine Beziehung zwischen Fruchtblase und der mesometral gelegenen Uterushöhle aufgehoben.

Es ist der Mehrzahl der Voruntersucher (Duval u. a.) die auffällige Tatsache nicht entgangen, dass später auf der antimesometralen Seite der Fruchtblase eine neue Uterushöhle auftritt, welche von der Wand der Fruchtblase durch die Decidua capsularis getrennt wird, bis diese durch die oben geschilderten Degenerationsvorgänge aufgelöst wird und die Fruchtblase damit an das neugebildete Uteruslumen grenzt, in das der Embryo geboren wird. Sobotta (34) hat zuerst gezeigt, wie sich das antimesometrale Lumen bildet, nämlich durch Regeneration der oben genannten Uterusdrüsenreste und durch Zusammenfliessen dieser zu einer neuen Uterushöhle entlang der oben beschriebenen Grenzschicht zwischen Decidua und nicht decidual veränderter Schleimhaut.

Die Fruchtblase, die sich also vorher erst vollständig von der anfangs mesometral gelegenen Uterushöhle abgeschnürt hat, tritt später durch die Neubildung eines antimesometralen Uteruslumens und die Rückbildung der gewucherten Decidua doch wieder in direkte Beziehung zu ihm.

Der Regenerationsmodus der Uterushöhle wurde zwar von Sobotta (34) im Prinzip (siehe oben) erklärt, über die Einzelheiten des Prozesses bleibt jedoch noch verschiedenes zu berichten übrig. Ich habe daher an der Hand von Serienschnitten alles genau untersucht und auch drei schematische Figuren her-

gestellt (Fig. 20), welche die Beziehungen zwischen Uterusneubildung und Rückbildung der Decidua capsularis deutlich machen sollen.

Nr. a soll einen Schnitt darstellen, welcher das Uterushorn quer zu seiner Längsachse getroffen hat. P ist Placenta; A der Antimesometralpol; M der Mesometralpol; q—q′ ist die Querachse, welche den ganzen Querschnitt in eine Mesometral- und eine Antimesometralhälfte teilt.

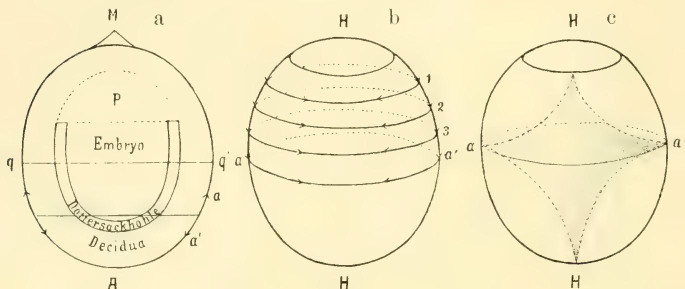


Fig. 20.

Schematisiertes Bild der Neubildung der Uterushöhle auf der antimesometralen Seite der Uteruswand. a) Querschnitt durch den grössten Umfang des graviden Uterus. b) Seitenansicht des graviden Uterus; die Pfeile geben die Richtung der Entwickelung der Neubildung an. c) Seitenansicht des antimesometralen Teiles des Uterus (Text, Fall II).

Die Antimesometralhälfte habe ich dann durch eine Linie in der Mitte in a und a′ halbiert.

Nr. b ist die äussere Seitenansicht der Uterusanschwellung, a und a′ ist die Medianebene durch die beiden Pole. Bei H und H′ ist der gravide Uterus aus einem Zusammenhang mit dem übrigen Teile des Hornes losgetrennt.

Nr. c lässt ebenfalls die äussere Seitenansicht erkennen, wobei der Antimesometralpol etwas exzentrisch liegt. a—a′ ist die mediane Halbierungslinie des Uterus, die von

einer Uterushöhlenneubildung noch unberührte Fläche in der Gegend des Antimesometralpoles ist schwarz punktiert.

Die dem Schema zugrunde liegenden Serienschnitte wurden aus in Zelloidin eingebetteten Material hergestellt, denn nur diese Art der Einbettung ermöglicht es, einwandfreie Resultate zu bekommen.

Nach meiner Untersuchung beginnt die Neubildung der Uterushöhle in der Decidua capsularis bereits vor dem 10. Tage (Fig. 20 b). Den Teil der Decidua capsularis, von welchem aus diese Regeneration stattfindet, lässt Fig. 20 a erkennen. In der Abbildung beginnt sie an dem seitlichen Teil der Antimesometralhälfte (a). Die bisher immer kugelig oder ellipsoid angetroffenen Drüsenreste bilden jetzt eine kegel- oder dreieckähnliche Figur. Diese stark erweiterte cylindrische Drüsenzellenschicht verbindet sich dann allmählich mit den nebenan gelegenen Drüsen, wodurch eine unregelmässige, entlang der Grenzschicht verlaufende, und mit Ausbuchtungen versehene Spalte entsteht, welche nur an ihrer peripheren Wand und an ihren beiden Enden von charakteristischem Cylinderepithel bekleidet ist, während die innere Wand ohne diesen Überzug von dem sich schon teilweise in Auflösung befindenden Deciduagewebe gebildet wird. Der Prozess der Epithelauskleidung hält also angesichts der geringen verfügbaren Epithelmasse der Drüsenreste mit dem Wachstum der Fruchtblase und der dadurch bedingten Dehnung der Deciduakapsel nicht Schritt, so dass der Deciduazerfall schon einsetzt, bevor das Epithel im mittleren Abschnitt der Uterusanschwellung die deciduale Wand des Lumens überkleidet hat.

Dies ist die erste Anlage des neuen antimesometralen Lumens. Von hier aus erweitert sich dann allmählich diese neue Höhle in der angegebenen Pfeilrichtung teils antimesometralwärts, teils aber auch mesometralwärts unter gleichen Er-

scheinungen. Am Antimesometralpol fliessen die beiden Spalten zusammen, während mesometralwärts diese Neubildung bis an den Rand der Placenta fortschreitet. Somit begrenzt die neugebildete Uterushöhle endlich den ganzen Umfang der Decidua capsularis; nur an der mesometralen Seite, da wo das alte Lumen lag, fehlt sie. Sie erscheint entsprechend der Form der Decidua capsularis in Gestalt einer halbmondförmigen Spalte.

Daraus, dass der antimesometrale Pol der Uterusanschwellung bis in die letzten Stadien von einer Neubildung unberührt erscheint, ergibt sich, dass diese Neugestaltung der Uterushöhle in der in Fig. 20 b angegebenen Pfeilrichtung stattfinden muss.

Mesometral entwickelt sich die Placenta immer mehr und ihre Oberfläche bildet noch in ziemlich späten Zeiten den Zusammenhang zwischen den beiden Teilen der Uteruswand. Dies ist ein Zeichen, dass ihr Wachstum auf der Mesometralseite nicht so schnell fortschreitet wie antimesometral.

Die Regeneration des Uteruslumens vollzieht sich jedoch nicht immer so regelmässig auf dem ganzen Uterusumfange, wie ich dies eben geschildert habe. Besonders auf den Schnitten durch seine grösste Ausbuchtung kann man diese Ungleichmässigkeiten öfters beobachten, indem sich hier der eine Seitenteil manchmal schneller ausbreitet, während auf der anderen Seite noch die Decidua capsularis mit der unveränderten Uteruswand zusammenhängt.

Solche Verhältnisse veranschaulicht meine schematische Figur 20 c.

Tritt also dieser zweite Fall ein, so ist die Uterushöhlenneubildung an der Antimesometralseite deutlich behindert, im Gegensatz zu der Regel, wo auf der gleichen Querschnittsebene die Neugestaltung des Uteruslumens durch den ganzen Umfang der Decidua capsularis gleichmässig fortschreitend erscheint.

Zieht man nun die Konturen dieses antimesometralen Teiles, welcher durch obige Behinderung noch ohne Uterushöhlenneubildung ist, aus, so erhält man eine ganz charakteristische Figur, nämlich einen Rhombus, dessen Längsachse mit der des Uterushornes zusammenfällt (Fig. 20 c).

Fig. 20 c zeigt die so entstandenen eigentümlichen Verhältnisse. Während die beiden seitlichen Teile schon ziemlich weit von der neuen Uterushöhlenwand umgeben sind, steht die Decidua capsularis am Pol in breitem Zusammenhang mit der unveränderten Schleimhaut und dieser Teil bleibt auch bis gegen das Ende der Gravidität frei, wenn sich auch von den Seiten her allmählich eine Verschmälerung dieser Zone einstellt.

Natürlich gibt es auch einige andere Übergangsformen bei der Regeneration der Uterushöhle, doch sind obige zwei Arten die hauptsächlichsten.

Wenn also die Uterushöhlenneubildung nicht überall gleichmässig ist, so ist sie im Prinzip doch gleichartig, nur im Antimesometralteil ist eben der Widerstand der Decidua capsularis im zweiten Falle ein hartnäckigerer als im ersten Falle.

Zur genaueren Erklärung des Verhaltens der Uterushöhlenregeneration zur Degeneration der Decidua capsularis (diese ist jetzt von der Uterushöhle abgetrennt) möchte ich noch einiges anfügen.

Es ist sehr interessant zu beobachten, dass die Reste der Decidua capsularis an den beiden Seiten des Antimesometralpoles sich länger halten, als am Pol selbst, obwohl dieser doch erst ganz zuletzt von der Neubildung der Uterushöhle ergriffen wird.

Fragen wir nun, warum die Decidua am Pol bereits restlos verschwunden ist, während die Seiten noch deutlich ihre Reste, wenn auch stark verändert, erkennen lassen? Und warum vollzieht sich diese Regeneration gerade in umgekehrter Weise zur Neubildung der Uterushöhle? (Denn nach obiger Ausführung

kommen doch zuerst die Seiten und dann erst der Pol bei der Neugestaltung des Uterus in Frage.)

Es ist eine eigentümliche Erscheinung, dass die Teile der Decidua, welche zuerst von der Neubildung umgeben wurden, länger bestehen bleiben, als jene, welche erst in den späteren Stadien davon ergriffen werden.

Leider lassen sich die beiden Fragen vorläufig nicht erschöpfend beantworten, doch glaube ich sie wenigstens in morphologischer Beziehung etwas klären zu können.

Ich fand folgende morphologisch merkwürdige Erscheinungen: Es entwickelt nämlich das Epithel des visceralen Dottersackblattes antimesometral früher als an den seitlichen Teilen seinen Drüsencharakter, indem die bisherigen abgeplatteten, kubischen Epithelzellen mehr und mehr zu cylindrischen werden, und in den Zellkörpern sich eigentümliche kugelige Gebilde, sog. „Drüsengranula" zeigen, während sich die seitlichen Teile noch nicht zur Drüsenfunktion differenziert haben.

Tatsache ist, dass diese Epithelzellen eine Flüssigkeit absondern, und diese Flüssigkeit ist es, welche dann allmählich die Decidua capsularis, deren Zellen ja schon durch die (früher hier vorhandenen) Riesenzellen einen Anstoss zur Degeneration erhalten hatten, in diesen Abschnitten verdaut.

Schon öfter habe ich erwähnt, dass die Riesenzellen nicht bis zum völligen Schwund der Decidua capsularis vorhanden sind und dass die Neubildung des Uteruslumens streckenweise, namentlich in der Nähe des antimesometralen Pols, erst nach dem bereits sich bemerkbar machenden Beginn des Deciduazerfalles in Erscheinung tritt.

Gleichzeitig nun mit dem Nachlassen der Funktionstätigkeit der Riesenzellen und deren Verschwinden aus der Decidua capsularis beginnt eine Veränderung der Struktur des visceralen Dottersackepithels, wodurch dieses einen drüsigen Charakter

bekommt. Diese Erscheinung vollzieht, wie gesagt, sich früher und schneller am antimesometralen Pol der Uterusanschwellung als an dessen seitlichen Abschnitten.

Diese Umgestaltung der Epithelzellenstruktur stellt nun gleichsam einen Ersatz der Riesenzellenfunktion dar, welche bisher bei der Ernährung des Embryo und bei der Auflösung der Decidua die Hauptrolle gespielt hatte. Ich glaube also obige merkwürdige Tatsache einerseits damit erklären zu können, dass das frühzeitige Verschwinden der Decidua capsularis am Antimesometralpol durch die frühzeitige Differenzierung der Drüsenstruktur der Epithelzellen an dieser Stelle bedingt ist.

Anderseits kommt als ursächliches Moment noch in Betracht, dass am antimesometralen Pol gleichzeitig mit der Uterushöhlenneubildung, oder doch gleich nach dieser, die Extravasatbildung in viel stärkerem Masse auftritt als anderswo. Dass diese Blutmassen tatsächlich einen Einfluss auf die Degeneration der Decidua ausüben, habe ich bereits oben genauer ausgeführt. Wenn sich nun die Neugestaltung der Uteruswand entlang der „Grenzschicht" allmählich über den ganzen Umfang des Uterus ausgebildet hat, so erscheint diese nicht mehr so unregelmässig, wie im Anfang seiner Entwickelung, sondern bildet eine glatte, regelmässige Höhle, welche allmählich auch die äussere Oberfläche der Placenta fast ganz überzieht und deshalb bei der Geburt auch bis auf ein ganz kleines Stück an seiner dünnen inneren Schleimhautfläche von typischem Cylinderepithel bekleidet ist.

Die neugebildete Uterushöhle sowie ihr Epithelüberzug legen sich vollkommen glatt und ohne jegliche Ausbuchtung an die Fruchtblase an. Die Annahmen mehrerer früherer Untersucher, welche behaupteten, die Maus und noch andere Nager hätten auf der Schleimhaut des trächtigen Uterus Wülste oder Ausbuchtungen, sind durchaus irrig.

Kolster behauptet z. B.: An der mesometralen Wand entstünden durch Wucherung von Uterusepithelzellen, welche von denjenigen ausging, die den erhalten gebliebenen Teil der Uteruskavität bekleideten, Epithelfalten. Diese stellten sich auf den Schnitten als offener Keil dar, dieser schiebe sich dann mehr mesometralwärts vor, wodurch allmählich der Teil, welcher die Frucht noch an den Uterus befestigt, konzentrisch eingeengt werde. „Dabei entstünden auf der Uterusschleimhaut kleine Wülste, welche den auf dem Chorion der Frucht ausgebildeten Zotten entsprächen." Er behauptet dann weiter, dass diese Zotten sich nach dem Sprengen der Fruchtblasenhülle so in die Falten der uterinen Schleimhaut hineinlegten, dass es den Anschein erwecke, als wäre dies von grösserer Bedeutung für die Placentarbildung.

Auf den mir vorliegenden Präparaten finden sich auf den Schnitten derartige Bilder eigentlich nur während der letzten zwei, höchstens drei Tage.

Grosser (13) spricht in seinem Buche „Vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Eihäute und der Placenta" (1909) bei zwei Figuren, Textfigur 123 und Tafel 5, Fig. 40, die gleiche Anschauung aus. In ähnlichem Sinne äussern sich auch andere Autoren.

Diese Wulstbildung auf der neugebildeten Uterusschleimhaut, und zwar nächst dem Placentarrand, wie sie Kolster, Grosser u. n. a. beschrieben haben, ist zweifellos ein Kunstprodukt. Auch ihre Behauptung, dass zwischen diesen Wülsten und den Zotten auf dem Chorion eine Beziehung bestehe, ist ebenfalls irrig, weil zwischen die Uterusschleimhaut und das Visceralblatt des Dottersackes bis zur Geburt doch noch die deutlich nachweisbare, homogene, äussere Dottersackwand (Reichertsche Membran und parietales Dottersackblatt) gelegen ist.

Woher kommt es nun, dass die genannten Voruntersucher,

trotz genauester Beobachtung zu dieser ganz falschen Anschauung gekommen sind?

Wahrscheinlich haben sie die Frage des parietalen Dottersackblattes falsch aufgefasst, nämlich dass das Parietalblatt kurz vor der Geburt geborsten ist, wodurch es sich bis auf zwei an der Placentarrändern hängende Stückchen losgelöst hat.

Dieses falsche Ergebnis hat sie dann noch weiter dazu verleitet, diese zweifellos künstlich produzierten Wülste der neuen Uterusschleimhaut als charakteristische Gebilde zu beschreiben.

Es würde zu interessanten Hypothesen führen, wenn in den späteren Stadien der Gravidität ausser der Placenta noch andere direkte Verbindungen zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe existierten. Günstig für eine solche wäre es schliesslich auch, wenn einerseits diese Wulstbildung kein Kunstprodukt wäre, und anderseits das Parietalblatt des Dottersackes kurz vor der Geburt ganz verschwände, denn dann bestünde zwischen den Zotten des visceralen Dottersackblattes und den Wülsten der Uterusschleimhaut eine direkte bemerkenswerte Verbindung oder Berührung.

Doch liegt es ausser allem Zweifel, dass diese Wülste der Uterusschleimhaut ein reines Kunstprodukt sind, und dass zwischen den Zotten des Visceralblattes des Dottersackes und denen der neugebildeten Uteruswand keine direkte Verbindung stattfindet, sondern dass sich zwischen beide das homogene Parietalblatt des Dottersackes legt, dass also auch die Dottersackhöhle sich zwischen Uteruswand und Fruchtblase als geschlossener Raum findet. Auch an meinen Präparaten sind gelegentlich ähnliche Wülste zu sehen, und zwar besonders in der Nähe der Placenta gegenüber den Zotten des visceralen Dottersackblattes. Sie liegen auf der Schleimhaut der neuen Uterushöhlenwand mehr oder weniger nah beisammen und sind von verschiedener Grösse. Doch sind auch diese Wülste sicher

ein Kunstprodukt, da sie kein konstantes Gebilde sind und auch nicht immer an derselben Stelle auftreten, ferner weil sie an den bestgelungenen Präparaten meistens kaum sichtbar sind oder ganz fehlen.

Man hat solche Wülste in der Hauptsache nur in der Placentargegend deutlich gesehen, doch kommen sicher auch an den seitlichen Teilen, welche durch die ganze Tragezeit frei von Zotten des visceralen Dottersackblattes geblieben waren, zuweilen mehrere deutliche Schleimhautwülste vor, wie dies auch meine Figur (15) veranschaulicht.

Bestünde nun die Wulstbildung der neuen Uterusschleimhaut in den späteren Stadien als charakteristisches Gebilde und stünden sie somit in wichtiger Beziehung zu den Visceralblattzotten, so könnte man gar keine Erklärung für die seitlichen Wülste finden, da sie ja gar keinen Zotten gegenüberstünden. Und gerade an den Seitenteilen sind diese Wülste manchmal viel deutlicher ausgeprägt, während die Placentalgegend, welche den Dottersackzotten gegenüberliegt, keine Andeutung von ihnen zeigt.

Nachdem es somit klar erwiesen ist, dass diese Faltenbildung der neugebildeten Uterusschleimhaut ein Kunstprodukt ist und in keiner Beziehung zur späteren Entwickelung des Embryo steht, so passiert es doch zuweilen, dass trotz sorgfältigster Behandlung des Materials an der Oberfläche der Schleimhaut und besonders in der Placentargegend kleine faltenartige Gebilde entstehen.

Die Frage, warum gerade in der Placentargegend oder placentarwärts so leicht solche Falten an der Schleimhaut sich bilden, lässt sich nicht so schwer beantworten. Gerade dieser Teil in der Nähe der Placenta ist der einzige, an dem die beiden Blätter des Dottersackes weiter voneinander entfernt verlaufen, wodurch hier ein grösserer Zwischenraum ent-

steht, während an allen Teilen infolge der grossen Ausdehnung des Embryo in der vorgeschritteneren Schwangerschaft, die beiden Blätter des Dottersackes sich fast berühren, das Dottersacklumen hier also ganz spaltförmig wird.

Dadurch also, dass an dieser Stelle besonders in den späteren Stadien ein grosser Zwischenraum zwischen Visceral- und Parietalblatt liegt, können hier durch die Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten leichter Schrumpfungen auftreten, als an den anderen maximal gespannten Teilen. Es finden sich daher auch ausser der Zottengegend auf dem ganzen Umfang der Uterusschleimhaut keine weiteren Wülste, und auch an dieser Stelle lassen sie sich durch vorsichtige Handhabung der Präparate leicht ganz vermeiden, wie dies auch an meiner mikrophotographischen Figur (15, S. 515) zu sehen ist.

Der Dottersack.

Den Dottersack selbst habe ich oben schon mehrfach erwähnt, ich möchte jedoch hier kurz auf diese Punkte zurückkommen und dann gleich zur Hauptsache, zur Beschreibung des parietalen Dottersackblattes, welches noch ziemlich unbekannt geblieben ist, übergehen.

Der Dottersack teilt sich durch den Vorgang der Entypie des Keimfeldes in zwei Blätter. Das innere Blatt differenziert sich mit dem Entwickelungsfortschritt der Embryonalanlage allmählich; in den früheren Stadien bildet es an der Antimesometralseite des Eicylinders den Embryonalentoblast und entlang der Seitenwand des Eicylinders stellt es eine charakteristische, einschichtige, hochcylindrische Epithelzellenlage dar, das Dotterentoderm Sobottas (33, 35).

Doch allmählich ändert sich die Verteilung des Visceralblattes wegen der Entwickelung der Embryonalanlage auf der

Antimesometralseite. Durch das langsame Abheben der Embryonalanlage von der Ebene der Eicylinderperipherie, die sog. Abschnürung des Embryo, breitet es sich immer mehr und mehr aus und umgibt zuletzt fast den ganzen inneren Umfang der parietalen Dottersackwand, nur ein kleiner Teil, die trichterförmige Mündung des Dotterganges hindert noch den ringförmigen Zusammenschluss des Visceralblattes. In dieser Gestalt umschliesst der Dottersack als eine mit fast überall engen, spaltförmigen Lumen versehene Bildung die ganze Fruchtblase der Maus (siehe oben S. 506) bereits zur Zeit der Mitte der Trächtigkeit.

Ende des 13. Tages beginnt dann schon die Obliteration des Dotterganges und Ende des 14. Tages ist er weder embryonalwärts noch am Dottersackblatt zu erkennen. Jetzt schliesst sich also das Visceralblatt ringförmig zusammen und stellt mit Ausnahme des späteren Zottenteiles überall eine ganz glatte Hülle dar. Dann beginnen auch auf der Mesometralseite die Veränderungen. Es bilden sich hier vom 12. Tage ab zahlreiche zottenförmige Faltenanlagen, die aber erst vom 14.—15. Tage an deutlich werden. Präparate vom 17. Tage der Gravidität zeigen bereits ausgesprochene Zottenbildungen, doch unterscheiden sich diese primären Zotten durch ihre einfache cylindrische Form noch wesentlich von den späteren.

Nach dem 17. Tage fangen sie an sich zu verästeln, nehmen gleichzeitig an Länge bedeutend zu, und füllen schliesslich die hier ziemlich weite, dreieckige Cavität zwischen dem visceralen und parietalen Dottersackblatte am Rande der Placenta mit kompliziert verästelten Gebilden aus.

Das Parietalblatt des Dottersacks stellt sich, wie ich dies schon in der allgemeinen Beschreibung erwähnt habe, als eine stark ausgedehnte, einfache Zellschicht mit rundlichen Kernen dar, welche an ihrer Aussenfläche mit der sog. Reichertschen Membran fest zusammenhängt, d. h. einer strukturlosen oder feinstreifigen Hülle, welche der letzte Rest der äusseren Wand

der Keimblase vom 5.—6. Tag der Trächtigkeit darstellt [siehe Sobotta (33)].

In früheren Stadien liegen die einzelnen, platten Zellen des Parietalblattes weiter voneinander entfernt an der Innenfläche der Reichertschen Membran als später. Deshalb zeigen sie auf den Schnittpräparaten dieser Zeit Zellen mit stark ausgedehntem Protoplasma und kleinen Kernen. Doch hängen die einzelnen Zellen vollkommen miteinander zusammen und belegen die ganze Innenfläche der Reichertschen Membran ohne Unterbrechung, weshalb es als Kunstprodukt zu bezeichnen ist, wenn sich das Parietalblatt auf den Schnitten von der Membran abgelöst hat, oder nicht mehr zusammenhängend erscheint.

Diese Zellen vermehren sich durch selbständige Zellteilung, welche vom 9. Tage an, wie dies die Präparate zeigen, besonders lebhaft einsetzt. Deshalb liegen in der mittleren Tragezeit ihre Kerne eng nebeneinander auf der inneren Fläche der Reichertschen Membran (natürlich einschichtig). Auffallend ist, dass anfangs sich das Protoplasma dieser parietalen Zellen so weit ausgedehnt hat, in der mittleren Tragezeit aber sich die Zellen so stark vermehrt haben, dass die einzelnen Zellgrenzen ganz dicht aufeinander gerückt sind. Deshalb drängt sich die Frage auf: Warum haben sich wohl diese Zellen so vermehrt? Welche Fähigkeiten besitzen denn die Epithelzellen des Parietalblattes des Dottersackes? Diese Fragen lassen sich schwer beantworten, weil das parietale Dottersackblatt in früheren Stadien auch eine vollständig zusammenhängende, „defektlose" Membran bildet, wenn auch ihre Zellen von geringerer Zahl sind, und weil sie zusammen mit der Reichertschen Membran eine vollkommene Scheidewand zwischen den Blutextravasaten der Eikammer und der Dottersackhöhle bilden.

Doch schon vom Ende des 14. Tages an beginnt stellenweise die Rückbildung der stark gedehnten Zellen der mittleren

Stadien. Hier und da schrumpfen bereits die Zellen des Parietalblattes oder trennen sich von der Reichertschen Membran. Diese Zellelemente erscheinen dann in stark verändertem Zustand entweder einzeln oder gruppenweise in der Dottersackhöhle, wo sich auch Embryotrophe finden.

Diese doppelte Art der Auflösung der parietalen Zellen steht nach meinen Untersuchungen in manchen Fällen mit der Degeneration der aussen liegenden Deciduamasse in Beziehung. Wenn deren Zellen noch teilweise ihre Kernreste haben, also noch wenig Veränderungen zeigen, befinden sich die Zellreihen des Parietalblattes noch ganz unverändert, die einzelnen Elemente liegen noch ziemlich dicht beieinander, doch beginnt auch hier eine Veränderung einzutreten, d. h. ihre Zahl vermindert sich, und die Kerne rücken weiter auseinander, wenn die Deciduazellen sich stärker aufzulösen beginnen oder ihre Kernreste verlieren.

Schreitet dann die Degeneration der Decidua weiter fort, indem sie zu der granulösen, feinkörnigen Masse wird, so lösen sich die Parietalblattzellen, die schon vordem an Zahl bedeutend abgenommen haben, von der Reichertschen Membran los und mischen sich dann in der Dottersackhöhle mit der Embryotrophe. In diesem Stadium lösen sich jedoch noch nicht alle Epithelzellen von der Reichertschen Membran, sondern bleiben noch einzelne mit ihr fest verbunden übrig (Fig. 21 a).

Diese Zellen gehen dann an Ort und Stelle zugrunde. Ihr Protoplasma und Kern platten sich immer mehr ab, werden elliptisch und nehmen zuletzt eine unregelmässige, dreieckige oder spindelförmige Gestalt an. Kern und Protoplasma lassen sich dann nicht mehr unterscheiden, sondern beide sind nur als eine homogene dunklere Verdickung an der inneren Fläche der Reichertschen Membran wahrzunehmen. Zuweilen sieht man diese Zellreste auch als intensiv gefärbte, homogene Kerne,

welche von einer feinen granulösen Masse umhüllt sind, an der Innenseite der Membran.

Deshalb stellt sich in den späteren Stadien das Epithel des Parietalblattes entweder vollständig gelöst von der Reichertschen Membran dar, oder es bleiben homogene, unregelmässige Knötchen an ihr zurück, doch verschwinden diese zuletzt natürlich auch spurlos, so dass zuletzt die Reichertsche Membran fast allein die parietale Dottersackwand und damit den peripherischen Abschluss der Dottersackhöhle und der ganzen

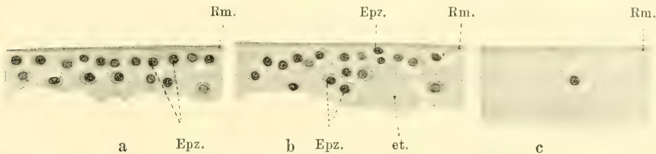


Fig. 21.
Rückbildung der Epithelzellen (Epz.) des parietalen Dottersackblattes. Epz. = Epithelzellen des parietalen Dottersackblattes. Rm. = Reichertsche Membran. Vergr. 300 : 1.

Fruchtblase bildet. So erscheint in der Tat die äussere Wand der Dottersackhöhle in dem letzten Stadium der Gravidität als eine überall homogene, vollständige, zusammenhängende Membran, welche bis zur Geburt defektlos bleibt. Der Übergangspunkt des parietalen Blattes in das viscerale liegt in den früheren Stadien (7.—9. Tag) in der Mitte des Ectoplacentalconus an der Stelle, wo dieser sich bedeutend verjüngt hat. Doch wird dieser Punkt einmal infolge der Entwickelung des Conus allmählich seitwärts verschoben. Dann nähert er sich je nach dem Grade der Entwickelung der Placenta wieder, und zwar an der Stelle, wo die Nabelgefässe an der fetalen Fläche der Placenta anstossen, indem beide Blätter diese Gefässe mit einer Scheide umhüllen. Jetzt grenzt also das Parietalblatt nicht bloss die Decidua capsularis, bzw. nach deren Auflösung an die neugebildete Uterushöhle, sondern auch die fetale Fläche der Placenta.

Deshalb lassen sich am Parietalblatt des Dottersacks zwei Teile unterscheiden, nämlich in 1. eine Aussenwand der Dottersackhöhle im engeren Sinne, dies ist der Hauptteil des Blattes, und in 2. einen Placentarteil, welcher die fetale Fläche und den Rand der Placenta überkleidet.

Diese beiden Teile gehen bis zum 18. Tage ohne scharfe Merkmale ineinander über, trotz der schon ziemlich stark entwickelten Placenta.

Erst gegen Ende des 18. Tages oder am Anfang des 19. stülpt sich das Blatt dem Placentalrande entlang mesometralwärts aus, wodurch eine scharfe Übergangsstelle beider Dottersackblätter ineinander entsteht.

Weder die äussere Wand der Dottersackhöhle noch ihr Placentalteil, haben zottenartige Gebilde, wie sie die Grosserschen Figuren von Rattenpräparaten zeigen, sondern beide Teile sind vollkommen glatt.

Wenn ich auch im allgemeinen Teil schon einmal kurz auf die einschlägige Literatur zu sprechen kam, so möchte ich hier doch noch einmal auf die Beschreibung des Parietalblattes durch frühere Forscher zurückkommen.

Kolster äussert sich darüber: „Diese Hülle, die äussere Begrenzungshaut der Dottersackhöhle erhält sich aber nach der gänzlichen Ablösung der Schleimhaut nur noch kurze Zeit. Sie zerreisst bald, und zwar sprechen meine Präparate dafür, dass dieses ungefähr an der Stelle geschieht, welche dem zuletzt sich ablösenden Teil der Schleimhautkapsel entspricht. Nach dieser Beschreibung rollt sie sich auf und finden sich ihre Reste auf den Schnitten als kleine pfeilförmige Anhängsel an den seitlichen Rändern der Placenta (Fig. 12 u. 13).“

Goldmann schildert zuerst die Entwickelung des Eicylinders der Maus und schreibt dann weiter:

Die Decidua schwindet mit zunehmender Ausdehnung der Eiblase und der Placenta, ebenso „schwindet die Keim-

blasenwand (Reichertsche Membran) samt der dieselbe begleitenden „parietalen Dotterentodermplatte", die an diesen Stellen bereits völlig regenerierte Uterusschleimhaut stösst nun unmittelbar an das viscerale Blatt des Dotterentoderm an. Die Dottersackhöhle ist somit geschwunden. An ihrer Stelle findet sich ein schmaler Spalt, der nach aussen von der Uterusschleimhaut, nach innen von dem visceralen Blatte des Dotterentoderm begrenzt wird. Diese letztere, welche sonst glatt, erhebt sich in der Nähe der Placenta zu einem reichen Zotten- und Faltenbesatz, und am Übergangswinkel von visceralem Blatt zu den Resten des parietalen entsteht eine tiefe Bucht der „Sinus entodermaticus". Die Fortsätze des parietalen Dotterentoderms umhüllen auch die Allantoisgefässe mit einem scheinbar „adventiellen" Epithelmantel".

Soweit Goldmann. Also selbst so vorsichtige Forscher, wie dieser haben die äussere Wand der Dottersackshöhle aus den späteren Stadien falsch beschrieben, indem sie behaupten, dass sie fast auf ihrem ganzen Umfange schwindet, weshalb in späteren Stadien auch keine eigentliche Dottersackhöhle vorhanden sei, sondern diese verschmelze mit der neugebildeten Uterushöhle zu einer gemeinsamen, spaltenförmigen Höhle zwischen Uterusschleimhaut und dem visceralen Dottersacksblatt.

Ich habe dagegen schon des öfteren nachgewiesen, dass das Parietalblatt — wenn auch zuletzt kurz vor dem Wurfe nur noch oder fast nur noch in Gestalt der Reichertschen Membran — vollständig erhalten bleibt und dass es auf seinem ganzen Umfang ohne faltige Gebilde ist.

Merkwürdig ist, dass es mir bei Präparaten, die ich mit osmiumhaltigen oder kalibichromatischem Formol fixierte, trotz der äussersten Vorsicht niemals gelang, ausser einigen kleinen Stückchen das Vorhandensein eines parietalen Blattes in der Nähe des Placentarrandes nachzuweisen. Bei den Präparaten

dagegen, welche ich mit Zenkerscher Flüssigkeit konservierte und dann vorsichtig nachbehandelte, gelang es mir ausnahmslos die äussere Wand der Dottersackhöhle in ihrer ganzen Ausdehnung darzustellen.

Natürlich ist das parietale Blatt der Dottersackhöhle namentlich kurz vor dem Wurfe (siehe auch oben S. 571) ein überaus feines homogenes Blatt, während es bis zum 19. oder 20. Tage noch relativ dick erschien. Deshalb ist es sehr leicht zerreisslich, man braucht das Präparat nur stark in Wasser auszuwaschen, es schnell mit Celloidin durchtränken zu lassen oder das Mikrotommesser unvorsichtig zu handhaben; besonders leicht zerreisst das Häutchen bei Einbettung in Paraffin.

Nach meiner Erfahrung ist es ratsam, nur die Celloidineinbettung anzuwenden, denn bei Paraffinpräparaten gelang niemals ein vollständiger Nachweis der äusseren Wand, während die gleichen in Celloidin eingebetteten Präparate stets gute Resultate lieferten.

Ich behaupte also nochmals: Die äussere Wand der Dottersackshöhle ist bis ins letzte Stadium der Tragezeit vorhanden und somit sind auch die beiden Höhlen, die „Uterus- und die Dottersackshöhle“ vollkommen voneinander isoliert. Dadurch ist es auch unmöglich gemacht, dass der Ernährungsstoff von der mütterlichen Uteruswand zum embryonalen, visceralen Dottersackepithel direkt hinübergeleitet wird.

Die Strukturen der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes.

Wie schon Sobotta beschrieben hat, ist die Struktur der Epithelzellen des Visceralblattes durch die ganze Tragezeit nicht gleichartig, sondern sie erfährt verschiedene Differenzierungen.

Dies ist klar, denn wenn diese Epithelzellen ein Ernährungsorgan für den Embryo bilden, so ist sicher, dass ihre Funktion während der ganzen Gravidität nicht dieselbe ist, sondern sich immer nach den jeweiligen Bedürfnissen des Embryo richtet; dementsprechend ist dann auch die Struktur eine wechselnde.

Für die Untersuchung seiner Struktur wandte ich verschiedene Methoden an; Zenkers-Flüssigkeit und Eosin-Hämatoxylinfärbung; Müller-Formol und Eosin-Hämatoxylin; Zenkers Flüssigkeit und Eisenhämatoxylin, oder Osmiumflüssigkeit z. B. nach Fol, Flemming und Färbung mit Safranin.

Diese verschiedenen Methoden ermöglichten es mir, über die Struktur der Zellen vollkommen ins Reine zu kommen.

Bis gegen das Ende des 8. Tages findet sich das Visceralblatt in Gestalt eines cylindrischen Epithels nur an den Wänden des Exocöloms und der Ectoplacentalhöhle, also an den Seitenflächen des Eicylinders (siehe auch Sobottas Abhandlung). Mit der Abschnürung und Erhebung der Embryonalanlage vom Dotterentoderm jedoch schreitet auch seine Ausbreitung rasch vorwärts, so dass es nach Obliteration des Dotterganges gegen Ende des 14. Tages sich um den ganzen Embryo vom Antimesometralpol bis zum Placentarrand als lückenloser, rundlicher Sack ausbreitet (siehe oben).

Trotz dieser gleichmässigen Ausdehnung ist aber das Epithel doch nicht überall gleichartig, sondern es lässt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den mesometralen und den antimesometralen Abschnitten wahrnehmen.

Das mesometrale Epithel besteht nämlich aus cylindrischen Zellen, während es antimesometral abgeplattete kubische Zellen sind, welche um den Antimesometralpol herum noch flacher gestaltet sind.

Ist dann die Entwickelung weiter fortgeschritten, so nähern sich diese antimesometralen Epithelzellen zwar immer mehr

kubischen Gebilden, doch besteht auch dann immer noch ein deutlicher Unterschied zwischen diesen und den mesometralen, cylindrischen. Trotz dieser Verschiedenheit in der Form ist ihre Struktur um die mittlere Tragezeit, also 12. und 13. Tag, fast gleichartig, d. h. die Vacuolenbildung der hochcylindrischen Mesometralzellen verringert sich immer mehr und der Zellkörper zeigt eine mehr oder weniger feinkörnige Struktur.

Nach der erstmaligen Veränderung solcher Epithelzellen sieht man zweierlei Zellformen, eine hochcylindrische von verschiedener Breite und eine kubische, die sich jedoch von den früheren plattkubischen deutlich unterscheidet.

An den Epithelzellen der Zottengegend bemerkt man ausser einigen wenigen anderen in der Hauptsache Zellen ohne Vacuolen. Ihr Protoplasma ist feinkörnig und etwas getrübt, und man kann an ihrer Basis einige kugelige, helle Körnchen von verschiedener Grösse wahrnehmen. Dies sind sicher resorbierte Fetttropfen, auf welche ich später bei der Fettresorption nochmal zu sprechen kommen werde.

Das feinkörnige Protoplasma ist am Basalteil der Zelle dichter, daher erscheint es auch dunkler als die Mitte und der peripherische Teil.

Zwischen diesen Zellen finden sich auch einige, welche scheinbar noch Vacuolen enthalten, doch sind sie gewiss nicht gleichartig mit jenen Zellen der früheren Stadien, welche bereits von Sobotta beschrieben wurden, weil diese Vacuolen sich scharf gegen die umgebende körnige Protoplasmamasse abgrenzen und weil sie sich durch Anwendung von Osmium als resorbierte Fetttropfen sicher nachweisen lassen.

Nach diesen Tatsachen kann ich also mit Sicherheit behaupten, dass die Epithelzellen des Zottenteiles in diesem Stadium frei von Vacuolen sind.

Auch an den abgeplatteten Zellen des antimesometralen Epithels lassen sich zwei weitere Differenzierungen von Zellen

konstatieren, die eine Art ist niedrig, ohne Vacuolen, bei welchen die Peripherie heller erscheint als die Basis, die anderen sind kubisch mit dunklerer Basis und diese Zellen zeigen an der Peripherie auch noch einen dunklen Saum.

Nach diesem Ergebnis möchte ich von den antimesometralen Epithelzellen nachdrücklich betonen, dass sie, so lange sie noch so niedrig und stark abgeplattet sind, keine charakteristischen Gebilde wie Vacuolen und keine resorbierten Fetttropfen einschliessen, also die Resorptionsfähigkeit für Fett noch nicht besitzen, wenn sie sich aber zu kubischen und höheren Zellen entwickelt haben, dass sie dann erst resorptionsfähig werden.

Es ist interessant, dass das Epithel des antimesometralen Teiles sich allmählich zur Resorptionsfähigkeit entwickelt, wie die Epithelzellen des Visceralblattes an Chorion und Ectoplacentalhöhle in den früheren Zeiten.

Ausser diesen Veränderungen zeigen sich an den mesometralen Stellen, wo die Zotten noch nicht so vollkommen entwickelt sind, besonders interessante Gebilde. An diesem Teile des visceralen Blattes befinden sich nämlich stellenweise Zellen von ganz eigenartiger Struktur. Das Protoplasma ist verschieden gross und enthält kugelige Schollen, welche sich mit Eosin intensiv glänzend färben und mit Eisenhämatoxylin ein sehr scharfes Bild (Drüsengranula) geben.

Diese drüsengranulahaltigen Zellen liegen in der mittleren Schwangerschaftszeit hauptsächlich zwischen den Falten des visceralen Dottersackblattes, während die Zottenkuppen gewöhnlich noch von hochcylindrischen granulafreien Zellen gebildet werden.

Diese Drüsengranula der Epithelzellen treten am Mesometralteil gewöhnlich erst am 13. oder 14. Tage der Tragezeit auf, und man muss von ihnen annehmen, dass sie Drüsenfunktion besitzen, und dass sie eine charakteristische, die Decidua verdauende Flüssigkeit absondern (Fig. 22).

Nach dem 14. Tage entwickeln sich diese drüsengranulahaltigen Epithelzellen immer mehr auf der Zottenanlage des Visceralblattes, so dass schliesslich fast die ganze Zottenoberfläche von solchen charakteristischen Zellen gebildet wird. Diese drüsigen Epithelzellen haben sich schon bedeutend vermehrt, zu einer Zeit, wo noch die Riesenzellen der Decidua ihre volle Funktionstätigkeit ausüben, doch sind sie nur am Grund und an den Seitenteilen der Zotten zu sehen.

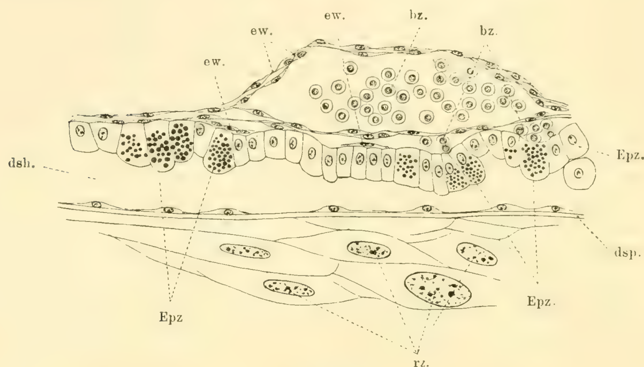


Fig. 22.

Drüsengranula in den Epithelzellen (Epz.) des visceralen Blattes des Dottersackes (Eisenhämatoxylin-Präparat). ew. = Endothelwand. bz. = Embryonale Blutzelle. dsh. = Dottersackhöhle. dsp. = parietales Dottersackblatt. rz. = Riesenzellen.

Interessant ist es, dann weiter zu verfolgen, wie diese Sekretionszellen sich in den späteren Stadien von den Zotten aus allmählich über den ganzen Umfang des Visceralblattes ausbreiten.

Ich muss jedoch bemerken, dass diese drüsengranulahaltigen Zellen trotz ihrer gleichen Funktion doch nicht morphologisch überall gleich sind, es zeigt sich nämlich hinsichtlich ihrer mikroskopischen Struktur insofern ein Unterschied, als jene

Zellen, welche in der Zottengegend liegen, fast vollkommen oder wenigstens sehr stark von Schollen erfüllt sind, mit Ausnahme eines ganz kleinen Stückchen an der Placenta, während die ausserhalb der Zotten liegenden nur gruppenweise oder doch stark verringert dieses Bild zeigen.

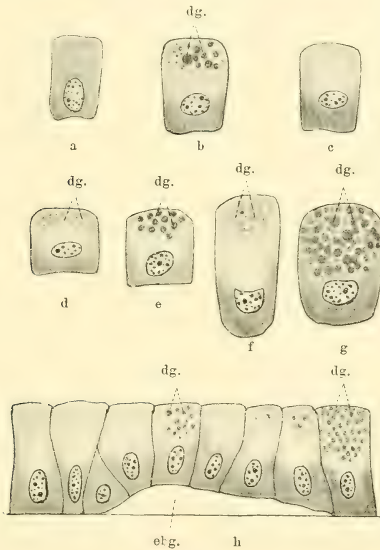


Fig. 23.

Verschiedene Epithelstrukturen des visceralen Dottersackblattes aus dem letzten Stadium der Schwangerschaft (Müller-Formol, Hämatoxylin-Eosin-Präparat). dg. = Drüsengranula. ebg. = embr. Blutgefäss.

Daraus kann man schliessen, dass das Epithel der Zotten eine energischere Funktion ausübt und eine wichtigere Bedeutung besitzt, als der glatte Abschnitt der Dottersackwand.

Ich habe solche Präparate aus der zweiten Hälfte der Schwangerschaft angefertigt, indem ich sie in Müller-Formolgemisch fixierte und mit Eosin-Hämatoxylin doppelt färbte (siehe

die Fig. 23) und ich möchte ein solches Bild etwas genauer beschreiben, weil hier die Struktur deutlicher erkennbar ist.

A. Die Epithelzellen, welche den in der Nähe der Placenta gelegenen Teil des visceralen Dottersacksblattes bekleiden. Hier habe ich drei Arten von Zellen gefunden (Fig. 23 a—c).

a) Die erste Gattung zeigt keine Drüsengranula in ihrem Körper, sondern das Protoplasma besitzt überall eine homogene Struktur, welche nur in der Umgebung des Kernes etwas dunkler ist. Ihr Kern liegt in der basalen Hälfte in der Mitte der Zellbreite und ist rundlich oder ellipsoid. Manchmal gewahrt man in dem Basalteil des Zelleibes ungleichmässige, rundliche und ganz helle Kügelchen. Dass dies wirklich resorbierte Fetttröpfchen sind, beweist das Osmiumpräparat. Diese Zellen finden sich hier häufiger als in den beiden anderen Formen.

b) Die andere Form bilden Zellen mit Drüsengranula, wodurch der Körper in eine basale und in eine periphere Hälfte geteilt wird. Der peripherische Teil ist im allgemeinen heller als der andere, und er enthält mehr oder weniger Zymogenkörner von ganz verschiedener Grösse.

Der Basalteil sieht bedeutend dunkler aus und ist überall homogen. An seinem basalen Teile liegt der abgeplattete ellipsoide Kern quer zur Längsachse der Zelle.

c) Die letzte Art wird von hochcylindrischen Zellen gebildet, welche eine Übergangsform zu obigen beiden Typen zu bilden scheinen. Der Zellkörper teilt sich nämlich auch in zwei Hälften, doch zeigt der periphere Teil noch keine morphologisch so deutlich entwickelte Struktur der Drüsengranula, sondern er ist etwas getrübt und mit lauter feinkörnigen Pünktchen besetzt (Vorstufe der Granula?). Ihr Basalteil besitzt, wie der zweite Typ eine dunklere, homogene Struktur, doch liegt der schon rundliche Kern hier gleich, wie in der ersten Art.

Diese beiden Zellgattungen sind im Verhältnis nicht so zahlreich wie die ersteren, woraus man entnehmen kann, dass

die näher an der Placenta, an den Teilen, welche noch keine oder nur ganz kleine Zotten besitzen, liegenden Epithelzellen die charakteristischen granulahaltigen Drüsenzellen nicht aufweisen und überhaupt ohne Funktion sind.

Ich bin der Ansicht, dass die oben erwähnten homogenen Zellen ohne Sekretionsfähigkeit (Mehrzahl der vorhandenen Zellen) gewiss schon atrophische Elemente sind, weil solche in den späteren Stadien mehr und mehr überhandnehmen.

Es ist sicher anzunehmen, dass zwischen diesen undeutlichen drüsengranulahaltigen Zellen, welche nicht so charakteristisch sind wie die an den anderen Teilen, und den homogenen Zellen ein Übergangstyp vorhanden ist.

B. Die Epithelzellen des Zottenteiles.

Diese Epithelzellen sind etwas charakteristischer als die anderen, weil sie grösser und breiter sind und fast ohne Ausnahme entweder von charakteristischen Drüsengranula vollbesetzt sind oder doch an ihrem Rande solche aufzuweisen haben.

Diese eben besprochenen Verhältnisse veranschaulicht meine Fig. 23 d—g. Man sieht drei nur wenige granulahaltige Zellen und eine vollständig von solchen erfüllte. Alle Zellkörper unterscheiden sich in eine hellere Peripherie und eine dunklere Basis.

Den Übergang zwischen heller und dunkler Zone bildet eine halbmondförmige, nach der Peripherie konkave Linie, welche jedoch nicht immer konstant ist, sondern je nach dem Funktionszustande der Drüsenzelle verschiedene Breite hat, denn wenn sich der periphere Teil mit Drüsengranula füllt, so wird der basale Teil zurückgedrängt und verschmälert und umgekehrt. Fig. 23 d zeigt das Anfangsstadium der Drüsensekretion. In der peripheren Zone sieht man nur wenige feinere und kugelige Körnchen, welche am Rande dichter beisammen liegen als in der Mitte und von hier aus bis in die Kerngegend feine Fortsätze aussenden.

Zwischen dieser Zone und der Basis liegt ein ganz heller Teil, in welchem man bei starker Vergrösserung äusserst feine, locker verteilte Körnchen wahrnehmen kann.

Fig. 23 e und f zeigen nur wenige grobe Granulationen, in der Hauptsache nicht färbbare feinste Körnchen und flüssiges Sekret. Der Kern ist durch diese kleinen Schollen und die Flüssigkeit z. T. halbmondförmig zusammengedrückt.

Fig. 23 g stellt eine Zelle, welche fast vollkommen von intensiv tingierbaren, grosskörnigen Granulationen gefüllt ist, dar. Das periphere Stück ist besetzt mit verschieden grossen Körnchen, welche sich natürlich später allmählich zu dem hellen Sekret umwandeln.

Ausser diesen Granulationen finden sich in diesen Epithelzellen manchmal auch resorbierte Fetttropfen, und zwar meistens in dem basalen Teil.

Von obigen Zellformen sind in der Zottengegend vorwiegend jene mit groben Granulationen vollbesetzten Drüsenzellen vorhanden.

Ich möchte hier auch noch etwas über die Struktur des faltenlosen, grösseren Teiles des visceralen Dottersackblattes etwas bemerken. (S. Textfig. 23 h und Taf. 20, Fig. 1, K.)

Wie ich schon erwähnte, veränderten sich die Epithelzellen des zottenlosen Teiles bereits in der mittleren Schwangerschaftsperiode, doch die charakteristischen „Drüsengranulationen“ fehlten noch. Erst wenn die Funktionstätigkeit der Riesenzellen in der Decidua erloschen ist, entwickeln sich auch hier jene charakteristischen Gebilde, deren Ausbildung in der Zottengegend schon früher eingesetzt hat.

Wenn auch die Entwickelung der Drüsenzellen in den Epithelien der glatten Abschnitte der Visceralwand des Dottersacks gleichzeitig mit dem Verlöschen der Riesenzellenfunktion begonnen hat, so gelangt ihre morphologische Struktur doch erst in späteren Stadien zu grösserer Deutlichkeit.

Bei meinen Untersuchungen fand ich nur wenige mit grosskörniger Drüsengranula besetzte Zellen, meistens lagen nur die feinkörnigen Granula vor, bei einzelnen Zellen war aber auch der ganze periphere Teil mit solchen angefüllt.

Zur besseren Übersicht bringe ich ein Stück dieses zottenlosen Visceralblattes in Fig. K, Tafel 20 zur Darstellung. Die verschiedenen Funktionszustände der einzelnen Zellen sind leicht zu unterscheiden.

Auch hier findet sich zuweilen resorbiertes Fett, welches sich schon an den gewöhnlichen Eosinhämatoxylinpräparaten an der Basis nachweisen lässt.

Über meine Beobachtungen der feineren Struktur dieser Epithelzellen, besonders an den Flemming-Safranin-Präparaten möchte ich noch einiges bemerken und ich habe zu diesem Zwecke zwei Figuren angefertigt, welche das Studium der Umwandlung dieser Zellen zu charakteristisch drüsigen Elementen erleichtern sollen. Es lässt sich aus diesem Teile ja auch ein Vertikalschnitt durch die Epithelzellen herstellen, weil man hier keine so komplizierten Verästelungen hat wie in der Zottengegend.

Die eine Figur (Fig. I, Tafel 20) zeigt den Ruhe- oder Anfangszustand der drüsigen Funktion, die andere Figur (Fig. K, Tafel 20) zeigt diesen Zustand in voller Funktion.

Eine charakteristische Erscheinung an diesen Präparaten ist erstens die, dass die Epithelzellen um diese Zeit keine gleichmässig cylindrischen sind, sondern sie haben keulenförmige, abgestumpft-dreieckige Figur etc., je nach ihrem Funktionszustand, während sie bis zu dem mittleren Stadium als gleichgrosse kubische oder niedrig cylindrische Gebilde dicht nebeneinander lagen, hauptsächlich wohl, weil sich in diesen früheren Zeiten noch keine drüsigen Epithelzellen in dem glatten Teil des visceralen Dottersackblattes fanden. Zweitens erscheinen durch Safraninfärbung charakteristisch

tingierte verschieden grosse Schollen, welche entweder einen leuchtend roten, blassroten oder dunkelvioletten etc. Farbenton haben. Daraus kann man sich sehr leicht ein Bild von dem Charakter der betreffenden Zelle machen, denn diese verschiedene Farbe weist wohl immer auf verschiedene Funktionstätigkeit hin.

Zwei Figuren erklären dies. Die erste Abbildung (I, Taf. 20) zeigt den Ruhezustand und das Anfangsstadium der Drüsenfunktion der Epithelzellen, die zweite (K, Taf. 20) lässt tätige Zellen erkennen. In K sehen wir eine Reihe von Zellen von verschiedener Grösse, die einen sind sehr gross, die anderen ganz klein, und alle Zellen enthalten durch Safranin mehr oder weniger intensiv gefärbte Schollen.

a) Ist eine mittelgrosse, rundliche Zelle, in ihrem Körper liegen 7—8 leuchtendrote, grosse Granula, deren Grösse nach der Peripherie zu bis zu Pünktchen abnimmt. Ihre Farbe ist rot- oder blauviolett. An der Basis sind keine Körnchen. Sicher haben wir hier eine sekretleere Zelle, die bereits einen Teil ihrer Flüssigkeit abgesondert hat.

b) Zeigt den Höhepunkt der drüsigen Funktion einer Zelle. Der Zellkörper ist schon bedeutend verkleinert, dreieckig und enthält hauptsächlich feinkörnige mit Safranin unfärbbare Granulationen und nur ganz wenige, ziemlich kleine gefärbte Schollen.

c) Veranschaulicht das Anfangsstadium der Drüsenfunktion. Das Protoplasma ist von feinkörnigen, ungefärbten Granula erfüllt und bedeutend vergrössert.

d) Lässt die beginnende Auflösung der grossen intensiv tingierten Schollen erkennen. Man sieht den Körper dieser Zelle, welcher grösser und höher ist als derjenige der benachbarten Zellen, mit grossen Granulationen erfüllt, doch erscheinen sie teils leuchtend rot, dunkelrot oder rotviolett, wohl ein sicheres Zeichen für die beginnende Sekretion.

e) Stellt die mittlere Zeit der Auflösung der Drüsengranula dar. Der Zellkörper ist schon kleiner geworden und die Granula sind nicht mehr so intensiv mit Safranin gefärbt, natürlich ist auch ihre Zahl geringer geworden.

f) Zeigt eine vollständig mit Granulationen gefüllte Zelle, wodurch sie eine keulenförmige Gestalt erhält. Dadurch, dass die Zelle im Vertikalschnitt etwas seitlich getroffen wurde, ist ihr Kern nicht sichtbar.

Die eigentümliche Keulenform der Zelle entstand wohl dadurch, dass sich die gleichmässig intensiv gefärbten, grossen Granula hauptsächlich nach ihrem freien Teile drängten.

g) Stellt den letzten Grad der Drüsenfunktion dar, in welchen sie bereits den grössten Teil ihres Sekretes abgesondert hat (wie in b); deshalb erscheint die Zelle dreieckig zusammengeschrumpft, nach der Basis sich verjüngend. Ihr Protoplasma enthält feine, ungefärbte Körnchen, höchstens findet man noch einige Reste ehemaliger Granulationen.

h) Stellt das Stadium dar, welches gleich nach dem höchsten Grade der Anfüllung mit Granulationen (f) folgt. Der Zellkörper ist teilweise noch von grossen, roten, stark tingierten Schollen angefüllt und nur an der Peripherie gewahrt man schon feine, farblose Körnchen oder helle Flüssigkeit.

i) Ist eine stark verkleinerte Zelle, welche nur noch um den Kern mehrere stark tingierte Granulationen enthält.

Aus diesen, eben angeführten Tatsachen ist zu entnehmen, dass die Erscheinung der Drüsenfunktion der Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes auch charakteristischen morphologischen Verhältnissen entspricht.

Wenn also diese bemerkenswerte Tätigkeit der Epithelzellen beginnt, vergrössert sich zuerst ihr Zelleib; dann treten in ihm allmählich mit Safranin stark färbbare, grobe Schollen auf, welche schliesslich den Körper der Zelle vollkommen an-

füllen, so dass er jene keulenförmige Gestalt erhält wie unter f dargestellt.

Hat die Zelle ihren höchsten Grad der Anfüllung mit Drüsengranula erlangt, dann beginnt langsam die Auflösung der Granulationen. Diese setzt am freien Ende der Zelle ein und schreitet allmählich bis zur Basis fort.

Darauf werden diese veränderten Granulationen als „Sekret" abgeschieden, was eine starke Schrumpfung des Zellkörpers bedingt (Taf. 20, Fig. K, 1). In diesem Stadium sieht man noch relativ viele, stark gefärbte Schollen um den Kern.

Auch diese Körnchen werden noch weiter verändert und dann ebenfalls abgestossen, so dass zum Schluss jegliche Spur der Granulationen verschwunden ist. Diese letztere Ausscheidung des Sekrets hat k e i n e s o s t a r k e G r ö s s e n a b n a h m e d e s Z e l l e i b e s z u r F o l g e, w i e d i e e r s t e.

Ich halte es für eine merkwürdige Erscheinung, dass nach der ersten Absonderung des Sekretes eine stärkere Schrumpfung des Zellkörpers eintritt, als nach der zweiten, weil diese doch sicher quantitativ ebenso gross ist als jene.

Natürlich sind diese Vorgänge nicht immer so scharf zu unterscheiden, und es lässt sich auch nicht immer behaupten, dass mit der Auflösung der Granula die Tätigkeit der Zelle beendet ist.

Manchmal fand ich auch, dass die intensiv gefärbten Granula zu grossen Schollen zusammengeflossen waren (Fig. K, L). Ausser Zellen mit diesen grossen Schollen sieht man auch eine mit groben Körnchen, welche keine Safraninfärbung angenommen haben. Der Körper dieser Zelle ist stark keulenförmig vergrössert und mit feinen, kleinen farblosen Körnchen angefüllt. Diese Epithelzelle steht sicher kurz vor der Entwickelung der groben Granula.

Ausser diesen in Funktion stehenden Zellen findet man über den ganzen Umfang des visceralen Dottersacksblattes ver-

streut zahlreiche Drüsenzellen in ruhendem Zustand. Diese erscheinen anstatt der charakteristischen, verschiedenartigen Formen tätiger Zellen, in Gestalt lauter nebeneinanderliegender cylindrischer Elemente, deren Körper fast von gleicher Höhe sind, nur verlaufen ihre Körperkonturen nicht ganz gerade, sondern sind geknickt oder wellenförmig. Es kommt das wohl daher, dass einzelne Zellen aus ihren Reihen ihre Drüsenfunktion aufgenommen haben und dadurch die anliegenden Gebilde etwas zusammengepresst wurden. (S. Taf. 20, Fig. 1.)

Zum Schluss dieser Beschreibung möchte ich noch erwähnen, dass die Epithelzellen des visceralen Blattes während der Schwangerschaft zwei morphologisch wahrnehmbare Strukturveränderungen und Funktionsänderungen erfahren haben. Das Epithel der früheren Stadien besteht nämlich aus „hochcylindrischen, grossen vacuolenhaltigen" Zellen, welche hauptsächlich die Fähigkeit besitzen Hämoglobin und Fett zu resorbieren. Dann schwanden in ihrem Protoplasma allmählich die Vacuolen und ihr Zellkörper füllte sich mit einer feinkörnigen Masse. Während dieser Zeit finden sich in der Zottengegend an der Placenta schon stellenweise in ihnen charakteristische grosse Körnchen, welche sich mit Eisenhämatoxylin dunkelblau und mit Eosin leuchtend rot färben liessen. Nach und nach treten dann solche charakteristische „Drüsenzellen" nicht mehr einzeln, sondern in Gruppen in dieser Gegend auf, bis zuletzt der ganze Zottenteil von ihnen besetzt ist.

Mit der fortschreitenden Entwickelung des Embryo greifen dann diese „Drüsenzellen" auch auf den grösseren glatten, nicht zottentragenden Bezirk der Wand des Visceralblattes über, so dass zum Schlusse das Epithel des ganzen Umfanges des Dottersackes neben der resorbierenden Fähigkeit auch noch die Drüsenstruktur und Funktion erhält.

Vergleicht man diese morphologische und drüsige Veränderung der Epithelzellen mit der Rückbildung der Decidua,

so ergeben sich zwischen beiden sehr interessante Beziehungen. Wie ich früher schon erwähnt hatte, vollendet nämlich die drüsige Eigenschaft dieser Epithelien die Degeneration derjenigen Reste der Decidua capsularis, welche von den Riesenzellen nicht vollständig verdaut wurden.

Man darf wohl mit Sicherheit behaupten, dass die sehr dicke Decidua durch die ganze Schwangerschaft teils von den Riesenzellen, teils (Decidua capsularis) von den Epitheldrüsenzellen des visceralen Dottersackblattes spurlos aufgelöst und dann dem Embryo als Nahrung zugeführt wurde.

Dies lässt sich erst durch eine genaue Beschreibung der morphologischen und physiologischen Entwickelung der Drüsentätigkeit der Epithelzellen sicher erklären. Ein solches Ineinandergreifen der Tätigkeit von Riesenzellen und drüsigem Visceralepithel des Dottersacks zur Auflösung der Decidua lässt sich am besten durch Anwendung verschiedener Methoden verfolgen und durch das Studium von möglichst zahlreichem Material, das sich auf alle Stadien der Gravidität erstreckt.

Die Hämoglobinspeicherung des Embryo, insbesondere der Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes.

Die Hämoglobinverdauung ist nur in den früheren und mittleren Stadien der Gravidität nachweisbar, wie ich das bereits erwähnt habe. Da Sobotta (36) bereits ausführlich darüber geschrieben, möchte ich lediglich zum besseren Verständnis folgendes anführen.

Durch den Einfluss der Riesenzellentätigkeit wurden die roten Blutkörperchen schon ausserhalb der Parietalwand des Dottersackes teilweise in formlos-zerfallene Hämoglobinschollen verwandelt, in welcher Form sie die Wand des Dottersackes leicht durchdringen können.

S o b o t t a berichtet darüber:

„Durch den Vorgang der Keimblätterumkehr nähert sich die äussere Wand der Keimblase und äusseren Oberfläche des Eicylinders, und die Dottersackhöhle wird stark reduziert. Das Hämoglobinnährmaterial hat also nur die Zellen des evtl. Parietalblattes zu durchwandern, um in die Dottersackhöhle zu gelangen. Diesen schmalen Raum durchsetzen die Hämoglobinschollen leicht, um von der besonders für ihre Verarbeitung differenzierten Oberfläche des visceralen Epithelblattes aufgenommen zu werden.

Dieses Epithel verarbeitet dann die Schollen für den Zweck der Ernährung des Embryo.“

Über den feineren Bau der Epithelzellen und das darin aufgenommene Hämoglobin schreibt S o b o t t a also:

„Dieses Epithel ähnelt schon rein äusserlich dem gleichfalls zur Ernährung des Embryo dienenden Dottersackepithel anderer Vertebraten.

Er teilt dann die Epithelzellen in drei Teile. Im äusseren Teil befinden sich resorbierte Hämoglobinschollen. Er färbt sich mit Eosin so lebhaft, dass schon bei schwacher Vergrösserung die ganze Oberfläche dieses cylindrischen Epithels mit einem intensiv rot gefärbten Rand ausgestattet erscheint. Untersucht man diesen Saum mit stärkeren Vergrösserungen, so zeigt sich, dass er aus Hämoglobinschollen besteht, gleich denen in der Dottersackhöhle und in der Parietalwand. Diese Schollen liegen aber zum Teil intra-, zum Teil extracellulär. Bei starker Vergrösserung lässt sich an dünnen Schnitten ein sehr feiner cuticularer Saum an der Oberfläche der Zelle erkennen, der bei dickeren Schnitten von den Hämoglobinschollen so überlagert ist, dass er nur schwer zu sehen ist. Ausserhalb dieses Saumes aber ist eine schmale, nicht vacuolisierte Zone der Zelle selbst zu beobachten, die gleichgestaltete Hämoglobinschollen enthält. Auf diesen Saum folgt der breite, mittlere

vacuolisierte Teil der Zelle, der bei schwächerer Vergrösserung aus mehreren durch dünne Scheidewände getrennten Vacuolen zusammengesetzt erscheint.

Die Vacuolen sind in der Regel ganz leer, gelegentlich aber findet man in den, der Zelloberfläche und dem dortigen hämoglobinhaltigen Saum benachbarten Vacuolen, grössere, mit Eosin noch lebhaft rot färbbare Hämoglobinkügelchen, nicht kleine Schollen wie in dem oberflächlichen Saum.

Diese Verhältnisse lassen nur eine Deutung zu: Die Hämoglobinschollen, die durch die äussere Wand des Dottersackes in die Höhle gelangt sind, werden von der Oberfläche des cylindrischen, die ganze Seitenfläche des Eicylinders überziehenden, visceralen Dottersackepithels aus resorbiert, und zwar geschieht das in der Weise, dass die Hämoglobinschollen zunächst als solche in die Zelle selbst eintreten, dann aber im vacuolisierten Teil der Zelle gleichsam verdaut werden, wobei einzelne kleine Schollen vorher zu grösseren Tropfen zusammenfliessen scheinen."

Durch diese Beschreibung Sobottas ist die Hämoglobinaufnahme des Embryo, und zwar der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes vollkommen klargestellt worden, ebenso bedarf die Frage der Riesenzellen keiner weiteren Erklärungen mehr.

Nun ist aber die Frage, ob eine Hämoglobinresorption in späteren als den von Sobotta beschriebenen Stadien auch in ähnlicher Weise vom visceralen Dottersackepithel aus stattfindet.

Dazu schreibt Kolster (17):

„Die geronnene Masse der Dottersackhöhle, besonders im Zottenteil, nimmt noch „in späteren Zeiten" die gleiche Färbung, wie die mütterlichen roten Blutscheiben an." Und weiter: „So lange die feinfaserige Hülle noch existiert, zeigt stets der

äussere Teil der Chorionepithelien dieselbe Farbe, wie das mütterliche Hämoglobin und die dasselbe umgebende geronnene Masse. Diese Farbe ist dabei an äusserst feine in diesem Teil der Zellen liegende Granula gebunden.“

Meine Untersuchungen weichen im Resultat wesentlich von denen Kolsters ab. Denn ich fand, dass, wenn auch noch eine solche geronnene Masse in der Dottersackhöhle vorhanden ist, so zeigt sie sich auf den Celloidin- wie auf den Paraffinpräparaten immer in feiner granulierter Form und nimmt ebensowenig wie die Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes, keinen so charakteristischen roten Farbenton mehr an, sondern beide halten den Farbstoff viel weniger intensiv fest als die Hämoglobinschollen späterer Stadien.

Ohne Zweifel nimmt sowohl die geronnene Inhaltsmasse des Dottersacks, als auch die Epithelzellen des Visceralblattes nach dem 12. Tage der Schwangerschaft nur ganz wenig roten Farbenton an und gleichzeitig damit verändert sich nach und nach die Struktur der Epithelzellen des Visceralblattes, indem allmählich die Vacuolen verschwinden und feine Granulationen auftreten, bis sie endlich die drüsige Tätigkeit erlangen. Fest steht auch, dass die Hämoglobinresorption der Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes nach dem 12. Tage der Schwangerschaft bedeutend nachgelassen hat, und dass sie von nun an morphologisch nicht mehr so sicher nachzuweisen ist.

Merkwürdig ist, dass das Verlöschen der Hämoglobinresorption der Epithelzellen des Dottersackes mit der Zeit der Vascularisierung der Allantois zusammenfällt. Diese ist vorher schon an den Ectoplacentalconus herangetreten und hat sich teilweise schon in der Placentaranlage verästelt. Dadurch wird ziemlich schnell eine direkte Verbindung zwischen mütterlichem und embryonalem Organismus für die Hämoglobinbedürfnisse hergestellt, weshalb eine Hämoglobinresorptions-

tätigkeit der visceralen Epithelzellen des Dottersackes nicht mehr nötig ist. Dafür werden diese jetzt allmählich für die anderen Bedürfnisse des Embryo differenziert, sie erhalten drüsigen Charakter.

Die Hämoglobinresorption dauert also nur bis zum 13. Tage der Schwangerschaft, etwa bis zur Entwickelung der Placentaranlage, also nur so lange bis dem Embryo auf direktem Wege durch die Allantoisgefässe das nötige Eisen zugeführt werden kann.

Die nach obiger Zeit noch in der Dottersackhöhle, und zwar hauptsächlich in der Zottengegend morphologisch nachweisbare, feingekörnte Masse besteht, da sie nicht mehr die starke Eosinophilie besitzt, sondern sich nur schwach färbt, gewiss nicht aus Hämoglobinschollen, vielmehr lassen sich diese Körnchen als andere „Embryotrophe" ansprechen, da sich durch spezifische Färbung teilweise Glycogen in ihr nachweisen lässt.

Ferner möchte ich kurz über das referieren, was Goldmann über das Blutextravasat im schwangeren Uterus berichtet hat.

Goldmann (13) hat durch sein Injektionsverfahren 3 sehr charakteristische Stellen des Blutextravasates erhalten.

Der erste Ort liegt an der Grenze zwischen Uteruswand und Decidua, da wo durch die Implantation des Eies ein Epithelverlust der Schleimhaut erhalten geblieben ist. Dort, wo seit den frühesten Embryonalstadien eine Blutung in die Eikammer hinein erfolgte, persistiert ein bis zur Geburt erhaltener, spaltförmiger Hohlraum, der mit Blutgefässen noch kommuniziert. Die zweite Stelle liegt an der Kuppe der Placenta. Der dritte Ort ist die ursprüngliche Dottersackhöhle. Dahinein, so behauptet er, finden nach dem Schwund der Reichertschen Membran und der parietalen Dottersackwand „noch bis gegen Ende der Gravidität Blutungen statt, welche von den Zellen

des glatten und zottig entfalteten visceralen Dotterentoderms zur Ernährung der Frucht benutzt werden".

Gerade hier liessen sich durch Injektion die Quellen der Blutung am schönsten nachweisen. Dieses Extravasat wird nach Goldmanns Auffassung „nach Schwund der Begrenzungsmembran nach aussen von der regenerierten Uterusschleimhaut und nach innen vom Visceralblatt des Dottersackes begrenzt." An diese Beschreibung schliesst sich dann ein recht auffallender Zusatz, er schreibt nämlich: „Bei gelungenen Injektionen erkennt man deutlich die verschiedenen Verschlingungen und plexusartigen Verästelungen, von denen einzelne, das antimesometralwärts einschichtige, niedrige „kubische Uterusepithel" durchsetzen und direkt in die Eikammer hineinmünden." Er nimmt an, „dass diese Gefässe sich ventilartig öffnen und schliessen, je nach der Menge des Blutextravasates in dem Dottersack". „Wenn durch die fortschreitende Resorption das Extravasat abnimmt, so erfolgen von Zeit zu Zeit erneute, geringfügige Blutungen, und zwar auf dem Wege der die Schleimhaut perforierenden Gefässe."

Soweit Goldmann.

Wie ich schon oftmals erwähnte, ist der Schwund der Begrenzungsmembran der Fruchtblase eine ganz falsche Anschauung, entstanden durch Kunstprodukte. Die Dottersackhöhle ist bis zur Geburt noch vollständig von der regenerierten Uterushöhle „durch die Begrenzungsmembran" geschieden, deshalb kann das mütterliche Blut nicht direkt zum Visceralblatt des Dottersackes gelangen.

Die direkte Einmündung der Blutgefässe der neugebildeten Uteruswand, welche die kubische Uterusepithelschicht durchsetzen, in die Eikammer hinein scheint ein durch die Injektion entstandenes Kunstprodukt zu sein, trotzdem Goldmann dies energisch bestreitet.

Natürlich ist an der Aussenseite der Begrenzungsmembran

bis zum 15. Tage der Gravidität noch ziemlich reichliches Blutextravasat vorhanden und zwar besonders zwischen neugebildeter Uterushöhle und Decidua capsularis, wodurch auch die Decidua aussen schneller degenerierte. Niemals jedoch habe ich auch später so reichliches Blutextravasat gesehen, denn in späteren Stadien zeigt sich diese spärliche Blutmasse schon teilweise formlos und mit der stark veränderten Decidua zusammenfliessend, als ein Gerinnsel. Diese „Embryotrophe" ergeben keine Hämoglobinreaktion auf Eosin, sondern sie stellen eine blasse, feinkörnige Masse dar, welche mit der Zeit vom Embryo verzehrt wird.

Wäre Goldmanns Theorie richtig, so müsste bis zuletzt Blutextravasat reichlich und konstant die Höhle erfüllen, was später sicherlich ganz anders ist.

Dagegen erhalten sich beim Zugrundegehen der Decidua capsularis (siehe oben S. 555) die roten Blutkörperchen (wegen Mangels der Riesenzellen) relativ lange und können in den symplasmatischen Resten der Haut ein Extravasat vortäuschen.

Auf Grund dieser Tatsachen möchte ich also zum Schlusse alles nochmals kurz zusammenfassend behaupten, dass das Hämoglobin in den früheren Stadien in erster Linie vom Dottersackepithel des Visceralblattes mit Hilfe der charakteristischen Funktionstätigkeit der Riesenzellen und Grenzmembran aus dem um den Embryo herumliegenden Blutextravasat aufgenommen wird. Wenn dann durch die Entwickelung der Placenta gleichzeitig ein Weg zum Austausch zwischen mütterlichem und embryonalem Blut entstanden ist, so wird das Hämoglobin hauptsächlich auf dieser neuen Bahn dem Embryo zugeführt und so die Hämoglobinresorption der visceralen Epithelzellen, weil jetzt überflüssig, zum Verlöschen gebracht. Und dann bildet sich die Struktur der Epithelzellen des visceralen Dottersacksblattes zu der von Drüsenzellen um.

Fettresorption der Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes.

Dass Fett in der Blutmasse der mütterlichen Gefässe vorhanden ist, und zwar in „gelöster“ Form, hat bereits Goldmann konstatiert. Dies ist die Hauptform, in welcher dieser Stoff dem Embryo zur Fetternährung zugeführt wird, jedoch ist nicht zu leugnen, so schreibt er weiter, dass auch die dem Verfall geweihten Leucocyten und Deciduazellen Fetttrümmer hinterlassen, welche gleichfalls zur Resorption gelangen.

Dies halte ich für zweifellos richtig. Man kann wohl annehmen, dass das Fett einerseits schon von mütterlicher Seite in emuigierter Form, anderseits durch die fettige Entartung des mütterlichen Gewebes um den Embryo herum vorhanden ist, und dass diese Fettmassen durch irgend eine Fähigkeit des fetalen Gewebes vom Embryo resorbiert und als wichtiger Nahrungsstoff benützt werden.

Über die Verfettung der Deciduazellen und der zwischen ihnen liegenden Gefässe habe ich in früheren Kapiteln schon ziemlich ausführlich gesprochen, ebenso auch über die grosse Rolle, welche die Riesenzellen bei fettiger Degeneration des Deciduagewebes spielen. Deshalb möchte ich im folgenden hauptsächlich über die histologische Darstellung des Fettes in den Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes berichten.

Kolster (17) schreibt darüber folgendes:

„Fettkörner zeigen sich in bedeutender Menge innerhalb des Embryo, teilweise in grossen Klumpen und zu mehreren, teilweise aber auch als vereinzelte Körnchen in einer Zelle liegend. Besonders wichtig ist es aber, dass solche schwarze Körner in dem freien Raum zwischen Embryo und der äusseren von Entoderm bekleideten Haut vorhanden sind. Nur ganz kurze Zeit und vielleicht auch nicht jedesmal findet man so

viel Fett und in so grossen Tropfen. Viel häufiger und stets in etwas späteren Stadien tritt das Fett, welches allerdings durch Zusammenfliessen auch hier hin und wieder zur Ausbildung grösserer Kugeln führen kann, mehr in stabförmigen Körnchen auf.“ Über die Menge des resorbierten Fettes in den Epithelzellen berichtet er: „Das Fett in den Chorionepithelien ist meistens innerhalb der Zotten in viel grösseren Kügelchen und viel reichlicher nachweisbar, als in den Epithelien des zottenlosen Teiles des Embryos. Wenn auch nur selten, gelang es in der geronnenen Masse um dieselbe herum Fett nachzuweisen. Es lässt sich, wenn auch selten, innerhalb der geronnenen Flüssigkeit ebenfalls nachweisen. Viel reichlicher und deutlicher liegt es dagegen in den Chorionzellen in Form feiner vereinzelt liegender Kügelchen oder verhältnismässig grosser zusammengeflossener Tropfen.“ Von der Herkunft solchen Fettes in den Epithelzellen behauptet er weiter: „Als Zeichen einer fettigen Degeneration dieser fetalen Teile kann das Vorkommen des Fettes hier nicht betrachtet werden. Es wäre ja vollständig unbegreiflich, wie bei dem schnellen Wachstume des Keimes, welcher nebenbei noch erst mit dem Auftreten dieser Bestandteile eigentlich beginnt, und sicher aller Nährstoffe bedarf, welche er vorfindet und aufnehmen kann, ein kontinuierliches Degenerieren des Chorions zu vereinigen wäre. Da dasselbe die ganze Tragezeit besteht und sich vergrössert, gegen Ende derselben sogar Zotten ausbildet, würde für die notwendige kontinuierliche Reparation derselben viel zu viel Arbeitskraft und Material von seiten des Embryo nötig. Eine physiologische, kontinuierliche Degeneration des Chorions wäre nur eine Luxusausgabe für den Embryo.“

Ohne Zweifel ist die Fettresorption in den Epithelzellen des Visceralblattes so, wie sie Kolster anführt.

Bei Goldmann (12) kann man über solche intracelluläre Fetttropfen in den Epithelzellen lesen:

„Man erkennt, wie die schwarzen Fetttröpfchen (Anwendung von Flemmings Flüssigkeit) und -Tropfen nach der basalen Hälfte der Epithelzellen wandern und hier von Granulis fixiert werden.“ Diese Behauptung hat er auf einer Figur zeichnerisch dargestellt.

Dass die Riesenzelle eine charakteristische Wirkung auf die Fettentartung der Decidua ausübt, wodurch dem Embryo ein bestimmter Nahrungsstoff aus dem mütterlichen Gewebe zugeführt wird, habe ich schon erwähnt. Auch darüber, dass das Vorhandensein von Fettkörnchen in den Riesenzellen diese Fähigkeit bestätigt, habe ich in der Abhandlung über die Riesenzellen genug mich verbreitet.

Natürlich ist auch Fett in der die Riesenzellen umgebenden Blutmasse, teils in gelöster, teils in morphologisch nachweisbarer Form vorhanden. Darüber nun, in welchem morphologisch nachweisbaren Zustande dieses Fett von den Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes resorbiert wird, möchte ich weiter berichten.

Zur Beantwortung dieser Frage habe ich teils die mit Sudan, teils mit Osmium gefärbten Präparate genau untersucht und folgende Resultate erhalten.

1. Das Fett kann man durch die ganze Tragezeit in den Epithelzeleln des Visceralblattes wahrnehmen, mit anderen Worten, Fett wurde durch die ganze Tragezeit von den visceralen Epithelzellen resorbiert.

2. Die Fettresorption ist in den früheren Stadien lebhafter als in den späteren, da sie mit der Entwickelung der Placenta nachgelassen hat, doch ist es sicher, dass Fett bis zum Ende der Tragezeit in den Epithelzellen immer vorhanden ist.

Zweifellos ist das als Nahrung dienende Fett in grosser Menge erst, so lange die Placenta noch nicht vollständig entwickelt und zwischen mütterlicher und fetaler Seite noch kein direktes Austauschorgan vorhanden war, nur von den Epithel-

zellen des Visceralblattes resorbiert worden. Nach der Entwickelung der Placenta und ihrer Vascularisierung durch fetale Gefässe hat aber diese resorbierende Funktion abgenommen, weil auf dem Wege durch die fetalen Gefässe die Zufuhr des Fettes erleichtert wurde. Die Fettresorption ist damit zu einer charakteristischen Erscheinung geworden. Auffallend ist ebenfalls, dass Fett immer noch bis gegen das Ende der Schwangerschaft von den Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes resorbiert wird, während die Hämoglobinspeicherung gleichzeitig bald nach der Entwickelung der Placenta fast völlig erlischt.

Nach meinen Beobachtungen wird das Fett bis zum Ende der Gravidität vom Dottersack resorbiert, wenn auch diese Erscheinung dann bedeutend geringer geworden ist als in den ersten Zeiten.

Es ist nun die Frage, warum das Fett bis zur Geburt vom Dottersackepithel resorbiert wird, die Hämoglobinaufnahme aber mit der Placentarentwickelung allmählich ganz erlischt, obwohl beide für den Embryo einen äusserst wichtigen Nahrungsstoff bilden?

Wenn auch feststeht, wie dies Goldmann genau bewiesen hat, dass das Fett nach der Entwickelung der Placenta in emulgierter Form von dem mütterlichen Blute in grosser Menge zu den fetalen Gefässen genau so transportiert wird, wie das Hämoglobin, besteht nachher doch ein Unterschied in der Aufnahme durch das Dottersackepithel.

Auf diese Frage kann ich schwer eine bestimmte Antwort geben, doch möchte ich nach dem, was ich früher über die Rückbildung der Decidua capsularis gesprochen habe, annehmen, dass in der Decidua capsularis besonders später fast alle Zellen der fettigen Degeneration verfallen, was auf früheren Entwickelungsstadien der Decidua nicht geschah, und dass durch die fettige Degeneration so vieler Zellen anderseits auch ziemlich viel Fetttropfen in der Detritusmasse, welche

ausserhalb der Grenzmembran der Fruchtblase liegt, zurückbleiben.

Es ist selbstverständlich, dass dieses Fett vom Dottersackepithel allmählich resorbiert wird, und bei dieser Tätigkeit kann man leicht annehmen, dass das Fett morphologisch gewiss immer in der ausserhalb der Grenzmembran oder in der Dottersackhöhle liegenden feinen Masse „der Embryotrophe" nachzuweisen ist.

Das Fett, welches für den Embryo ein ebenso wichtiger Nahrungsstoff ist, wie z. B. Glycogen u. a. wird nicht nur durch die Placenta aufgenommen, welche nach Goldmann

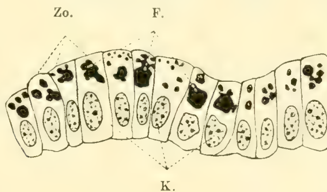


Fig. 24.

Schematisierte Darstellung der Fettresorption der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes. 9. Tag der Gravidität (Flemming-Präparat). K. = Kern F. = Fetttröpfchen. Zo. = freie Oberfläche der Zellen.

hauptsächlich gelöstes Fett durch die mütterlichen Gefässe erhält, sondern auch immer noch durch die resorbierende Fähigkeit der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes, hauptsächlich durch die infolge fettiger Degeneration der Deciduazellen entstandene Fettmasse.

Was die morphologische Erscheinung der Fettresorption in den Epithelzellen des Dottersacks anlangt, so lassen sich zwei Formen unterscheiden, von denen eine im Stadium vor, die andere nach der Entwickelung der Placenta beobachtet wird.

In ersterem Falle stellt sich das Fett als Tropfen oder Tröpfchen innerhalb der charakteristischen Cylinderzellen in folgender Weise dar. An der Peripherie erscheint es haupt-

sächlich in Gestalt von Tropfen, in verschiedener Grösse und Anzahl, mehr in der Tiefe um den Kern herum liegt es in Gestalt von 1 höchstens 2 Tropfen. Sicher ist, dass das Fett erst in den oberen, peripheren Teil des Zellkörpers gelangt, wo die charakteristischen Vacuolen sind (siehe Fig. 24). Es lässt sich nämlich mit Sicherheit annehmen, dass das Fett in den früheren Stadien die Vacuolengebilde der Hämalaun-Eosinpräparate fast ganz ausfüllt, wie dies die Osmiumpräparate beweisen. Aus diesem Grunde glaube ich auch behaupten zu können, dass ein Teil der Vacuolen, welcher in den Eosin-Hämatoxylin-(Hämalaun-)Präparaten nur als helle Höfe vorhanden sind, ohne Zweifel solche resorbierte Fetttropfen darstellen, welche an den Osmiumpräparaten als deutliche schwarze Pünktchen wahrzunehmen sind. Ich kann jedoch nicht alle Vacuolen als resorbierte Fettkörner ansprechen, denn die Frage lässt sich sehr schwer entscheiden, ob das Fett erst in die Vacuolengebilde an dem peripheren Teil des Protoplasmas aufgenommen wurden, oder bedeuten diese Vacuolen keine wirkliche Struktur der Epithelzellen? Diese Vacuolen wären dann so zu erklären, dass das Fett in ziemlicher Menge zuerst in den peripheren Teilen der Zellkörper resorbiert wurde. Die Fetttropfen erscheinen dann selbstverständlich auf den Eosin-Hämatoxylin-Präparaten als ganz helle, strukturlose Kügelchen, dadurch wären dann nur scheinbar Vacuolen vorhanden, und „diese Vacuolen wären keine wirklichen Gebilde, sondern nur resorbierte Fetttropfen.“

Ich möchte betonen, dass das resorbierte Fett zuerst in dem peripheren Teil des Zellkörpers, und zwar in dem vacuolenhaltigen Teil, welcher bereits als charakteristisches Gebilde der Zelle vorhanden ist, aufgenommen wird, denn ich habe tatsächlich Figuren gesehen, bei denen in den vacuolenhaltigen Zellen nur im Basalteil (sehr deutliche Tropfen) und am äusseren Rand, wo keine Vacuolen sich befanden (feinere Tröpfchen)

viel Fett vorhanden war, während in dem Vacuolenteil keine Fettspuren wahrzunehmen waren, trotzdem dass die Osmiumwirkung tadellos gelungen war und auch in den benachbarten Zellen das Vacuolengebiet viele schwarze Tropfen enthielt.

Es ist sicher, dass die Vacuolen für die Nahrungsstoffresorption ein charakteristisches Gebilde sind, denn in den früheren Stadien werden die verschiedenen Nahrungsstoffe, z. B. Hämoglobin, Fett usw. (morphologisch nachweisbar) nur von diesem einzigen Resorptionsapparat verarbeitet, während sich später die Placenta als sehr geeignet für diesen Zweck erweist.

Da sich für gewöhnlich noch grosse Fetttropfen an der basalen Fläche des Zellkörpers finden, lässt sich der Gang dieser Resorption in den Epithelzellen sehr leicht und genau verfolgen. Zuerst gewahrt man das Fett in dem oberen, peripheren Teil des Protoplasmas, wo in diesem Stadium noch lebhaft Hämoglobin gespeichert wird, als feine Tropfen. Dann gelangen diese zu zahlreichen grösseren zusammenfliessend in den mittleren vacuolenhaltigen Teil der Zelle, endlich wandern sie zu dem Kerne, wo sie an der Zellbasis als grosse einfachere Kügelchen liegen bleiben, bis sie vom Embryo verdaut werden.

Nach meiner Untersuchung ist die Fettresorption der Epithelzellen durch den ganzen Umfang des visceralen Dottersackblattes, wo die charakteristischen Cylinderzellen vorhanden sind, fast ganz gleichartig. Niemals konnte ich die Unterscheidung machen, wie meine Vorgänger, dass „in dem näher an dem Ectoplacentalconus gelegenen Teil die Resorption eine reichlichere sei als im Gegenteil“.

Nur das konnte ich feststellen, dass in dem näher an dem Ectoplacentalconus gelegenen Teil das Fett durch die Osmiumbehandlung ohne Ausnahme leichter nachzuweisen war als in den anderen Teilen, wo die Fettfärbung nur schwer gelang, doch lässt sich bei gelungener Osmiumbehandlung als sicher

annehmen, dass die Resorptionstätigkeit und -Erscheinung überall eine gleichartige ist.

Wenn sich die Placenta bereits entwickelt hat, so dass zwischen mütterlichem und fetalem Blute ein direkter Nahrungsaustausch stattfinden kann, ist die Fettresorption geringer geworden und das resorbierte Fett erscheint nur mehr stellenweise, nicht mehr überall so gleichmässig wie früher, d. h. es gibt nur noch hier und da resorbierende Zellen, und das Fett ist dann „stets nur in dem Basalteil der Zelle in Gestalt grösserer Tropfen“ nachzuweisen.

Ich sah zwar in den späteren Stadien auch in dem oberen, peripheren Zellteil manchmal Körnchen von verschiedener Grösse, doch war diese in der Mehrzahl äusserst fein, und ich kann diese nicht mit Sicherheit als resorbierte Fettkörnchen ansprechen, da es sehr schwer ist zu unterscheiden, ob diese ganz feinen nur wenig schwarz gefärbten Körnchen wirklich von resorbiertem Fett stammen oder ob sie gewöhnliche Drüsengranula sind, denn es werden auch die Drüsengranula, namentlich wenn sie in Ruhe sind oder kurz vor der Auflösung stehen, durch die Osmiumwirkung braunschwarz gefärbt.

Doch kann man wohl behaupten, dass auch unter oben erwähnten Granula sich Fettkörnchen befinden, welche später zu den an der Basis liegenden Fetttropfen zusammenfliessen.

Glykogenresorption der Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes.

Über die Darstellung des Glycogens im schwangeren Uterus ist bekanntlich schon von vielen Autoren, wie Claude Bernard, Barfurth, Langhans, Gielke, Gobert, Creigthon, Goldmann geschrieben worden, doch blieb es unentschieden, ob das Glycogen schon ehedem in dem mütterlichen Blute vorhanden ist, oder ob es erst in der Uteruswand gebildet wurde.

Über diese Frage hat Goldmann sehr Interessantes berichtet. Das Glycogen ist gewiss schon in dem mütterlichen Blut der Uterusgefässe vorhanden, denn er hat das Glycogen hier morphologisch nachgewiesen und dazu geschrieben, dass es ganz unmöglich sei, dass eine Glycogenresorption in den Epithelzellen des Visceralblattes das Dottersackes stattfinde, wenn sich in dem mütterlichen Blute der Uteruswand kein Glycogen befände, wie Claude Bernard schreibt, welcher annimmt, dass das Glycogen erst durch die Funktion der Placenta neugebildet werde.

Ich kann nur gleich Goldmann (12) betonen, dass das Glycogen schon in dem Blute der mütterlichen Gefässe in der Uteruswand „bestimmt vorhanden ist", denn auch mir gelang das Glycogen morphologisch in der Blutmasse der mütterlichen Gefässe nachzuweisen.

Über die Art und Weise, wie das in dem Blute der mütterlichen Gefässe vorhandene Glycogen zum Fetus transportiert wird, schreibt Goldmann, wenn er auch hauptsächlich nur den Glycogentransport in dem Placentalteile studiert hatte, im Widerspruche zur bisherigen Literatur, wie folgt:

Das Glycogen wird durch die charakteristischen fetalen Zellen direkt vom mütterlichen Blut aufgenommen, weil die Gefässwand nach dem Schwund des eigentlichen Endothels von den fetalen Zellen des Ectoplacentalconus ersetzt wird. Deswegen kann der Gefässinhalt in unmittelbare Beziehung zu den fetalen Zellelementen treten, weil die Gefässwand des Uterus jetzt anstatt einer eigentlichen Endothelwand von charakteristischen, grosskernigen Zellen mit dichter Protoplasmastruktur gebildet wird. Natürlich geht diese Veränderung nicht gleichzeitig durch den ganzen Umfang der Gefässwand vor sich, sondern sie vollzieht sich nur allmählich, so dass erst in den späteren Stadien die erstere von solchen charakteristischen, vielschichtig aneinanderliegenden Zellen umhüllt wird.

Diese charakteristischen Zellen, welche in ihrem Protoplasma mehr oder weniger Glycogen führen, isolieren sich von der Gefässwand und treten dann in die umgebende Decidua hinein.

Über das weitere Schicksal solcher Zellen berichtet Goldmann:

„Wie eine Drüsenzelle mit ihren Sekretgranulis, so verhält sich der Glycogenträger mit seinem Glycogeninhalte, nur mit dem Unterschiede, dass, sobald der Erschöpfungszustand eingetreten ist, eine neue Ansammlung von Glycogen nicht mehr erfolgt, die Zelle hat ihre Funktion erfüllt und verfällt."

Diese Zellen bezeichnet Goldmann mit dem Namen „Glycogenträger".

Wenn Goldmann diese Resorption als charakteristisch dargestellt hat, hat er doch die weiteren Erscheinungen nicht genau geschildert.

Selbstverständlich ist eine Erklärung der Frage, wie der Transport des Glycogens sich vollzieht, sehr schwierig, dass auch ich sie trotz vieler günstiger Resultate nicht entscheiden kann, doch möchte ich der Goldmannschen Bezeichnung „Glycogenträger" nicht beitreten, da meine vielen günstigen Präparate nicht in allen Punkten mit der Goldmannschen Anschauung übereinstimmen.

Natürlich habe ich über den Glycogentransport meine eigene Anschauung, doch kann ich darauf nicht weiter eingehen, weil meine jetzige Arbeit nur hauptsächlich von dem Dottersack und seiner Glycogenresorption handelt. Deshalb habe ich auch die interessante Beschreibung von Goldmann nur so kurz referierend angeführt, trotzdem sie mit der allgemeinen Anschauung im Widerspruch steht. Selbstverständlich werde ich über diese Frage bei anderer Gelegenheit noch näheres veröffentlichen.

Ich komme jetzt speziell zur Glycogenresorption des vis-

ceralen Dottersackepithels, und ich möchte bei dieser Gelegenheit noch einiges, was für mein Thema wichtig ist, von Goldmanns weiteren Ausführungen anführen.

Darüber, dass er sowohl in den in der Placenta, als auch in der visceralen Dottersackwand vorhandenen „fetalen Blutgefässen" kein Glycogen nachweisen konnte, schreibt er:

„Trotzdem dass diese Epithelzellen des visceralen Blattes des Dottersackes mit Glycogen vollgepfropft sind, ist ein Übertritt desselben in das Bindegewebe der Zotten oder in die fetalen Zottengefässe hinein nicht zu erkennen. Der Übertritt in die fetalen Gefässe ist nicht mikrochemisch nachweisbar, um so sprechender sind die Tatsachen, welche die Untersuchung des Embryos selbst ergeben."

Über den Ort der Glycogenresorption heisst es:

„An zwei Stellen wird demnach Glycogen von fetalen Zellen resorbiert, 1. aus dem Blutextravasat des Dottersackes; 2. im Gebiete der Placenta sensu strictori durch Vermittelung der Glycogenträger."

Dass das Glycogen in der Dottersackgegend gerade vom Blutextravasat ohne Vermittelung seiner „Glycogenträger" durch den Einfluss der Epithelzellen des visceralen Dottersackes resorbiert wurde, stimmt „im Prinzip" mit meiner Anschauung über die Glycogenresorption überein, doch möchte ich noch etwas mehr aus Goldmanns Arbeit beifügen.

„Ja, bei Anwendung der Glycogenfärbung können wir noch dazu erkennen, dass im ganzen Bereiche der Dottersackwand, ganz besonders aber wieder im Gebiete der Zotten, die Dotterentodermzellen mit Glycogen gefüllt sind. Die Lage des Glycogens innerhalb der Zellen entspricht durchaus denjenigen des Fettes und des vitalen Farbstoffes. Da das Glycogen ähnlich dem Hämoglobin in Schollen und feinster, stäbchenförmiger Masse im Blutextravasat verteilt ist, so kann man, wie Sobotta es für Hämoglobin beschrieben, ganz hervorragend schön be-

obachten, wie das Glycogen an den Cuticularsaum der Epithelzellen herantretend, in den granulären, basalen Abschnitt der Zellen gelangt, um hier innerhalb der Granula aufgespeichert zu werden.

Nach genauer Durchsicht meiner Präparate habe ich die Überzeugung gewonnen, dass die ausgiebige Resorption von Glycogen durch das Dotterentoderm erst dann erfolgt, „wenn nach Schwund der Grenzmembran und des parietalen Dottersackblattes die viscerale Platte des Dotterentoderms mit dem Blutextravasat in direkte Berührung gelangt, ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, dass ich eine Glycogenspeicherung in den Epithelien der regenerierten Uterusschleimhaut nicht gefunden habe. So lange die Decidua reflexa besteht und eine Riesenzellenschicht dieselbe von der Grenzmembran trennt, habe ich einen Übertritt von Glycogen in die Eihöhle an dieser Stelle nicht bemerkt. Sehr sonderbar vollzieht sich der Schwund der Riesenzellen, indem der Riesenzellenkern eine blendendrote Carminfärbung annimmt.“

Über die Zeit der Glycogenspeicherung schreibt er:

„Es hat diese Glycogenresorption ein Maximum, das etwa am 9.—10. Tage nach der Befruchtung beginnend bis kurz vor Schluss der Gravidität andauert.“

Vor meinen eigenen Ausführungen möchte ich erst die Beschreibung Goldmanns einer Kritik unterwerfen.

Nach meiner Erfahrung kann ich behaupten, dass die Glycogenresorption der Epithelzellen des visceralen Blattes wirklich erst in der Zeit vom 14. bis zum 18. oder Anfang des 19. Tages sehr reichlich ist, indem fast alle Epithelzellen mit resorbierten Glycogenschollen vollbelastet sind, während solche Zellen später nicht mehr so reichlich, sondern nur noch stellenweise entweder einzeln oder in Gruppen sich finden, wie ich dies nachher noch genauer ausführen werde.

Ohne Zweifel besitzen die Epithelzellen vor dem 14. oder 13. Tage der Schwangerschaft noch keine Glycogen resorbierende Fähigkeit, denn trotz der Anwendung möglichst verschiedener Methoden ist es mir nicht gelungen, solche Glycogenspeicherung nachzuweisen, obwohl die Fettresorption schon früher eingetreten war.

Trotzdem dass ich annehmen darf, dass mir meine Präparate immer tadellos gelungen sind, habe ich jedoch in dem Zottengebiet des Visceralblattes niemals so reichliche Resorption des Glycogens gefunden, wie Goldmann, da ich aber die Zellen des zottenlosen Teiles stets reichlich vollgepfropft sah von resorbiertem Glycogen, kann ich nur das umgekehrte Verhalten wie Goldmann feststellen.

Der Behauptung Goldmanns, dass „solange die Decidua reflexa und die Riesenzellenschicht vorhanden sind, man einen Übertritt von Glycogen in die Eihöhle an dieser Stelle nicht bemerken kann," muss ich entschieden widersprechen, da ich schon in früheren Stadien am 13.—14. Tage, wo sowohl noch die Riesenzellen als auch die Decidua capsularis intakt vorhanden sind, schon in der Dottersackhöhle lebhafte Mengen des Glycogens und auch in den Epithelzellen viele resorbierte Schollen fand.

An meinen Präparaten dagegen ist es leicht, ziemlich viele Glycogenschollen in den fetalen Gefässen, der „Nabelvene", in den Zotten oder in den Dottersackgefässen des nicht zottentragenden Abschnittes nachzuweisen. Endlich muss ich auch dem entschieden widersprechen, dass „nach Schwund der Grenzmembran und nachdem eine direkte Berührung zwischen Visceralblatt und Blutextravasat stattgefunden hat, die Resorption der Epithelzellen eine reichlichere ist als in den früheren Stadien".

Wie ich schon öfter erwähnte, ist der Schwund der Grenzmembran selbst schon ein glattes Kunstprodukt, dann das

Visceralblatt des Dottersackes ist stets durch die Grenzmembran vom Blutextravasat getrennt, und auch das Goldmannsche Blutextravasat ist ein Artefakt, entstanden durch die Injektion. Das Blutextravasat verschwindet in späteren Stadien allmählich und tatsächlich sind die Resorptionsvorgänge der Epithelzellen in späteren Stadien ebenfalls schwächer geworden.

Nach meiner Untersuchung geschieht die Glycogenresorption folgendermassen: In den mittleren Stadien, also in der Zeit zwischen dem 14.—18. Tage ist das Glycogen in bedeutender Menge in den Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes vorhanden, und zwar in dem zottenfreien Teil, so dass alle Epithelzellen mehr oder weniger solche resorbierte Glycogenschollen enthalten.

Dieses resorbierte Glycogen erscheint durch die Bestsche Färbung entweder in Gestalt ganz feiner Körnchen oder gröberer, kugeliger Schollen, und man findet solche in der mittleren Tragzeit nicht nur im basalen Teil der Zelle, sondern auch in dem peripheren Stücke, so dass das Glycogen den Zellkörper völlig ausfüllt, wodurch sich die Zelle fast in ihrer ganzen Ausdehnung intensiv rötlich färbt.

Natürlich findet man das Glycogen zuerst an dem freien Rand der Zelle als feine Körnchen und dann erst gelangt es nach dem Basalteil des Zellkörpers, doch ist es sicher, dass die Glycogenschollen nicht so zusammenfliessen, sondern sie erscheinen in dem freien Teil des Protoplasmas wie im Basalteil hauptsächlich als einzelne Körnchen, während das resorbierte Fett in groben Kugeln vorhanden ist. Zuweilen finden sich auch am Basalteil dicht beieinanderliegende grössere Schollen, welche manchmal zu Kugeln zusammenfliessen.

Auffallend ist es, dass ich in diesem Stadium, wo fast alle Epithelzellen der glatten Dottersackwand von dem Glycogen

vollgepfropft sind, in den Zottengegenden noch keine ausgiebig resorbierenden Zellen finden konnte.

Erst aus dem späteren Stadium (19.—21. Tag), in welchem bekanntlich schon die ganze Decidua capsularis formlos zugrunde gegangen ist, so dass ausserhalb der Grenzmembran höchstens noch eine veränderte Detritusmasse aber fast keine morphologisch nachweisbare Substanz mehr vorhanden ist, also vor dem Stadium der sog. „Schwundzeit der Grenzmembran", habe ich die Figuren gezeichnet, welche die Verhältnisse der Glycogenresorption der Epithelzellen der Zottengegend und des zottenlosen Teiles erkennen lassen. Die Zellen des glatten Teiles haben fast alle Glycogenschollen, welche hauptsächlich nur noch am Basalteil der Zelle zu sehen sind. In der Zottengegend gewahrt man Zellen, welche keine Glycogentröpfchen enthalten, und nur einige Zellen zeigen einige wenige Glycogentröpfchen oder -Schollen (Taf. 20, Fig. L, M).

Trotzdem ich ausser der Bestschen Färbemethode auch noch andere versucht habe, bin ich doch zu entgegengesetzten Resultaten gelangt wie Goldmann. Das Glycogen wird sowohl in den früheren als auch in den späteren Stadien stets reichlicher seitens der glatten Dottersackwand resorbiert als in der Zottengegend. Dadurch, dass die Glycogenresorption der Epithelzellen mit der Fettresorption übereinstimmt, insofern als auch im Zottenteile immer weniger Fett resorbiert wird als in dem zottenfreien, bin ich zu der Vermutung gekommen, dass die Resorption der Embryotrophe durch Verdauung seitens der Epithelzellen stets mehr in dem glatten Teil als in der Zottengegend erfolgt, während eine Sekretion, welche für die Auflösung der Decidua wichtig ist, sich mehr in den Epithelzellen des Zottenteiles entwickelt, als in dem zottenlosen Teil, wo nur in den späteren Stadien der drüsige Charakter in den Zellen sich ausbildet.

Während obige Tatsachen die Glycogenresorption in den

Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes erläutern, möchte ich nur noch einiges über die Verbreitung des Glycogens in den benachbarten Geweben bemerken.

Da man ausser in der sog. Grenzschicht, wo das Glycogen in den spindelförmigen Zellen ziemlich häufig vorhanden ist, im Bereich der Zellen der Decidua capsularis nur stellenweise einige Schollen in den Zellkörpern nachweisen kann, so lässt sich behaupten, dass Glycogen in den charakteristischen polygonalen Deciduazellen fast nicht vorhanden ist.

Ob Glycogen auch in den Riesenzellen vorkommt, kann ich nicht bestimmt beweisen, denn in den noch lebhaft funktionierenden, grossen Zellen lässt sich nur manchmal am Rande oder am peripheren Saum durch Bestsche Färbung eine intensive Glycogenreaktion darstellen, jedoch war dadurch nicht festzustellen, ob die Riesenzellen auch ihre Tätigkeit auf das Glycogen ausdehnen.

Interessant ist es, wie ich gleich Goldmann zuweilen bei degenerierenden Riesenzellen gefunden habe, dass ihr Kern durch die Bestsche Färbemethode entweder teilweise oder ganz rot gefärbt wurde, ja im Kern der sich rückbildenden Riesenzelle ist oft sehr viel Glycogen vorhanden, und diese Reaktion schreitet vom Rande nach dem Centrum des Kernes fort, so dass am Anfang nur ein Teil der Peripherie tingiert wurde. Ich muss jedoch bemerken, dass nicht alle Riesenzellen in gleicher Weise auf das Carmin reagierten, sondern manchmal gingen diese ohne Glycogenreaktion zugrunde.

Auch in der Blutmasse ausserhalb der Grenzmembran konnte ich das Glycogen in feinen Schollen entweder haufenweise oder in einzelnen Pünktchen zwischen den roten Blutzellen nachweisen.

Dass auch der Körper der Leucocyten ein „Glycogenträger" ist, konnte ich ebenfalls feststellen, da man phagocytiertes Glycogen in Leucocyten manchmal sehr deutlich sehen konnte.

Nach den oben erwähnten Betrachtungen ist es sicher, dass das Glycogen sowohl im Gewebe der Decidua capsularis (jedoch nur ganz wenig), als auch im mütterlichen Blut, in den Gefässen, wie in dem Extravasat ausserhalb des Embryo, wo es entweder frei zwischen den roten Blutzellen sich fand oder in den Leucocyten lag, nachzuweisen ist. Leicht lässt sich auch der weitere Transportweg zu den Epithelzellen des Visceralblattes verfolgen. Ich konnte mit Sicherheit nicht nur zu beiden Seiten der Grenzmembran, sondern auch innerhalb der abgeplatteten Zellen des Parietalblattes des Dottersackes Glycogenschollen konstatieren, ein Beweis dafür, dass das Glycogen einfach durch die Grenzmembran (Reichertsche Membran und Epithel des Parietalblattes des Dottersackes) in die Dottersackhöhle hineintritt.

Auch in der Dottersackhöhle war es mir möglich, stets mehr oder weniger charakteristisch gefärbte Glycogenschollen wahrzunehmen, welche sich entweder an der Grenzmembran oder an den freien Flächen der Epithelzellen oder ganz in der Mitte der Höhle einzeln oder in Haufen vorfanden. Dies war sicher Glycogen, welches durch die Grenzmembran in die Dottersackhöhle gelangt war.

Dieses Glycogen bleibt hier natürlich nicht liegen, sondern es dringt allmählich noch weiter, bis es vom Embryo als Embryotrophe aufgenommen wird.

Bekanntlich habe ich oben schon einmal erwähnt, dass die Glycogenkörner im Basalteile der Epithelzellen erst fixiert werden, und dann „vom mesodermalen Gewebe weiter resorbiert werden", d. h. das Glycogen wird von den zunächst der Basis der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes gelegenen mesodermalen Zellen, welche als langgestreckte spindel-

förmige Elemente die innere Schicht des Chorions (bindegewebige und Endothelwand der Dottersackgefässe) bilden, weitergeführt.

Endlich gelang es mir in den Dottersackgefässräumen zwischen fetalen Blutzellen Glycogenschollen einzeln oder in Haufen mit Bestimmtheit nachzuweisen. Das Glycogen liess sich dann entlang der Dottersackgefässe bis zum Embryo und auch noch bis in seinen Körper genau verfolgen, doch gehört das schon nicht mehr zu meinem Thema, weshalb ich auf eine weitere Beschreibung dieser Tatsachen verzichten muss.

Wiederhole ich das bisher über die Glycogenresorption mitgeteilte, so zeigt sich, dass dieser Stoff, welcher in der Hauptsache im mütterlichen Blute und teilweise auch im Deciduagewebe vorhanden war, durch die Grenzmembran in die Dottersackhöhle gelangt, wo es von den charakteristischen Epithelzellen des Visceralblattes des Dottersackes resorbiert wird. Das in dem Basalteil dieser Zellen verarbeitete Glycogen wandert dann weiter in das mesodermale Gewebe und gelangt endlich in die fetalen Gefässe, auf diesem Wege wird es zum Embryonalkörper geleitet und als Nahrung aufgenommen.

So ist es klar, dass das Glycogen, welches für den Embryo ein sehr wichtiger Nahrungsstoff ist, auch von der Dottersackwand in grosser Menge zur Entwickelung des Embryo aufgenommen wird und als Nahrung gleich dem Hämoglobin und Fett benützt wird. Gleichzeitig kann man auch annehmen, dass das Glycogen im mütterlichen Blute, d. h. in den Gefässen oder in dem Blutextravasat in der Decidua capsularis, sowie in den Zellen der Decidua capsularis vorhanden ist, und seine Resorption von der mittleren Tragezeit bis zum Ende dauert. In der Zeit vom 15.—18. Tage ist die Glycogenspeicherung am lebhaftesten und nimmt gegen das Ende der Gravidität mehr und mehr ab. Diese Erscheinung rührt daher, dass das Glycogen ausserhalb des Dottersacks hauptsächlich im Blutextravasat vor-

handen ist, welches später allmählich weniger wird, und eine direkte Einmündung der mütterlichen Gefässe durch die regenerierte Uteruswand in die Dottersackhöhle nicht vorhanden ist, wenn dies auch Goldmann behauptet.

Die Entstehung der Blutzellen beim Mausembryo und die hämatopoëtische Eigenschaft des Dottersackes.

Allgemeiner Teil.

Als die wichtigste Bildungsstätte und als Differenzierungsort für das embryonale Blut während des grössten Teiles des fetalen Lebens gilt der Dottersack. Viele Autoren, wie van der Stricht, Saxer, Maximow und Dantschakoff haben ihn genau untersucht und haben gefunden, dass er nicht bloss das oben erwähnte Nahrungsorgan für den Embryo bildet, sondern auch bei der Blutbildung eine sehr bedeutende Rolle spielt.

Zuallererst, zu einer Zeit, in welcher die Embryonalanlage noch aus dem nicht weiter differenzierten Keimblättern besteht, finden sich in der visceralen Dottersackwand Blutzellenanlagen in Gestalt kleiner Verdickungen des Dottersackmesoderms, sog. Blutinseln, und zwar näher dem Ectoplacentarconus als der Embryonalanlage.

Diese einfachen, extraembryonal liegenden Blutzellenhaufen wachsen und differenzieren sich allmählich zu den embryonalen Blutzellen sowohl wie zu Blutgefässen. Ohne Zweifel ist der Dottersack das erste Organ in welchem sich embryonale Blutzellen bilden. Über die reichhaltige Literatur dieses Gegen-

standes bei anderen Vertebraten möchte ich mich nicht auslassen. Ich muss zwar bei der Beschreibung meiner Beobachtungen der embryonalen Hämatopoese im Dottersack der Maus gelegentlich auf die frühere Literatur zurückgreifen, möchte jedoch gleich hier bemerken, dass meine nachfolgenden Ausführungen über embryonale Blutbildung und Histogenese nur einen Anhang zu meinen Beobachtungen über die Dottersacksentwickelung der Maus bilden sollen.

Trotzdem will ich Nachfolgendem bezüglich seines Inhaltes nicht weniger Wichtigkeit zuschreiben als dem oben mitgeteilten, denn auch hier stand mir so reichliches Material zur Verfügung, dass es ein leichtes gewesen wäre, die Frage der Hämatopoese in allen Stadien zur Darstellung zu bringen, d. h. vom „Einheitsstamm" ausgehend, die weitere Differenzierung bis zur Geburt genau zu verfolgen.

Zuerst möchte ich kurz einiges über die angewandten Methoden zum histogenetischen Nachweis der Blutentwickelung bemerken. Ich habe von meinen Präparaten nur die mit Zenkerscher Flüssigkeit fixierten und mit Eosin-Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin gefärbten, für meine Betrachtungen benutzt.

Der Behauptung Maximows, dass die gewöhnliche Zenkersche Flüssigkeit für Untersuchungen über die frühesten Stadien der Blutbildung nicht zu gebrauchen sei, kann ich nicht beistimmen. Natürlich ist das von Maximow (21) in erster Linie empfohlene Zenker-Formolgemisch (Helly) auch empfehlenswert, doch möchte ich bemerken, dass es für mein Untersuchungsobjekt ganz gleich war, ob man diese oder die Zenkersche Flüssigkeit anwendete.

Ebenso wichtig wie das Fixierungsmittel ist für das histogenetische Studium des embryonalen Blutes auch die Färbungsmethode, da unzweckmässige Resultate sich oft sehr auf eine unvollständige Tingierung zurückführen lassen.

Die unten erwähnten, mannigfaltigen Färbungsarten halte ich im allgemeinen für wenig geeignet und zu kompliziert. Ich selbst habe für die mit Zenker oder Zenker-Formol fixierten Schnitte verschiedene Färbemethoden verwendet, wie sie von manchen Hämatologen bisher benützt würden, z. B. Mai Grünwald, Ehrlichs Triacid, Giemsa, Dominici etc. Leider muss ich sagen, dass es mir nicht immer gelungen ist, völlig brauchbare Resultate zu erhalten, weil obige Farblösungen sehr mannigfaltige Ergebnisse lieferten, je nach der Nachbehandlung, und weil sie für den wichtigen Hämoglobinnachweis nicht zu empfehlen sind.

Für das zirkulierende Blut und das Trockenpräparat eignen sie sich wohl vortrefflich, für das Studium der embryonalen Hämatopoese dagegen sind sie ungeeignet, da die Zellen mit ganz geringem Hämoglobingehalt durch die Nachbehandlung zu verschiedenartige Darstellungen ergeben.

So möchte ich sie trotz der warmen Empfehlung durch einige Spezialisten als unzweckmässig verwerfen, weil ihre Anwendung zu kompliziert ist, und es nur einigen erfahrenen Hämatologen gelungen ist, konstante Resultate zu erzielen.

Viel empfehlenswerter als diese umständlichen Mittel halte ich für die hämatopoetische Forschung, sowie für die allgemeine histologische Betrachtung, die Anwendung von Hämatoxylin-(Hämalaun-)Eosin.

Wenn die Fixierung und die Färbung, insbesondere die mit Eosin, möglichst vorsichtig ausgeführt wurden, so lieferte die Färbungsmethode mit Hämatoxylin-Eosin immer konstante, für die Histogenese des Blutes stets sehr gut brauchbare, Präparate.

Das Wichtigste bei der Eosinfärbung ist, dass bei den Schnitten die Fixierung vorher vollkommen gelungen ist, und dass man das Eosin in möglichst dünner, wässeriger Lösung

verwendet, und es sehr lang, ca. 5—12 Stunden, auf den Schnitt einwirken lässt.

Auch für die histogenetischen Untersuchungen möchte ich besonders hervorheben, dass die Einbettung der Präparate in Celloidin viel vorteilhafter ist, als die in Paraffin. Wenn man die beiden Arten vergleicht, erkennt man sofort den grossen Unterschied der beiden Präparationen. Auch Maximow hat schon darauf hingewiesen, indem er schreibt: „Ich kann bestimmt behaupten, dass für Untersuchungen über die früheste Entwickelung des Blutes im Embryo die Paraffineinbettung ganz unbrauchbar ist; nur das Celloidin gibt gute Resultate."

Zur Herstellung möglichst dünner Schnitte verwendete ich Paraffin und Celloidin kombiniert, ein Verfahren, welches gleich der Einbettungsmethode mit Celloidin, ganz vortreffliche Resultate erzielen liess.

Die Schnittdicke betrug bei den Celloidinpräparaten 10 μ, bei den Celloidinparaffinpräparaten 5—7 μ.

Spezieller Teil.

Die ersten Blutinseln treten beim Mausembryo im extraembryonalteil des Mesoblast, in der Wand des Exocöloms, auf, also in der mesodermalen Dottersackwand, da dessen viscerales Blatt ja gleichzeitig die Exocölomwand bildet, zu einer Zeit, wie ich das schon erwähnte, wo die Embryonalanlage noch sehr einfach ist.

Sowohl auf Sagittal- als auch auf Frontalschnitten der Fruchtblase (Schnittrichtungsbezeichnung nach der Embryonalanlage) erscheinen die Blutinseln als einfache Zellhaufen, als eine mehr oder weniger grosse Ausbuchtung der äusseren Fläche der Exocölomwand bzw. der inneren Schicht der visceralen Dottersackwand.

Hier liegen diese Zellelemente in der Regel am Schnittpräparat nächst dem Chorion, an der Stelle, wo sich Chorion und Eicylinder verbinden. Die Blutinseln finden sich also am Anfang nur im mesometralen Abschnitt der Dottersackwand und natürlich in derem Mesoderm.

Ich musste zunächst die Frage erörtern, ob diese Blutinseln in Gestalt von Zellhaufen in der visceralen Dottersackwand in früheren Zeiten, ungefähr 7.—8. Tag, nur einzelne, stellenweise erscheinende Gebilde sind, oder ob sie unter sich zusammenhängen.

Schon um diese Zeit, wenn die Zellhaufen noch als einfache mesodermale Verdichtungen erscheinen, bilden die Blutinseln einen ununterbrochenen, ringförmigen, um den Eicylinder verlaufenden Zellstrang in der Mesodermschicht der visceralen Dottersackwand. Dieser Ring ist aber nicht überall gleich dick, sondern es wechseln Stellen mit grösserer Zellenansammlung mit solchen, wo nur einige Zellen beisammenliegen. Daraus lässt sich wohl entnehmen, dass dieser Zellstrang im frühesten Stadium seiner Entstehung aus einzelnen, nicht miteinander verbundenen Zellkomplexen bestand, welche erst im Laufe ihrer Entwickelung durch Knospenbildung sich zu dieser ringförmigen Zellanlage vereinigten.

Die Zeit zu bestimmen, wann die einzelnen völlig isolierten Blutinseln zu sehen sind, oder wann diese isolierten Gebilde zu dem kontinuierlichen Zellenkomplexe zusammengeflossen sind, ist wegen der ausserordentlichen Kürze ihrer Dauer äusserst schwierig zu ermitteln und noch nicht festgestellt worden.

Schon am Anfang des 8. Tages lassen einzelne dieser Zellstränge verschiedene Verästelungen erkennen, weshalb man an den Präparaten dieser Zeit auf den mesodermalen Dotter-

sackwänden einfache oder dicht gedrängte Zellhaufen mit knospenartiger Weiterentwickelung beobachten kann.

Die Abstammung der Blutinseln aus dem Mesoderm bei den Vögeln und Säugetieren dürfte jetzt durch Dantschakoff, Schauinsland, van der Stricht und Maximow fest gestellt sein, wenn auch noch einige Forscher einen entodermalen Ursprung angeben.

Bei der Maus ist in der Tat die Herkunft der Blutinseln allein aus dem Mesoblast sicher, da zwischen den beiden Inselzellen und den cylindrischen Dotterentodermzellen schon in den frühesten Stadien eine deutliche Grenze vorhanden ist.

Bei der Maus gelang es mir folgendes zu beobachten: Die Zellhaufen der Blutinseln sind am Anfang des 8. Tages eng beisammenliegende Zellgruppen. Die einzelnen Zellen sind ungleichmässig polygonal und von verschiedener Grösse. Man sieht deutlich Kernteilungsfiguren, ein Zeichen, dass sich die Gruppen immer noch weiter vergrössern. Ohne Ausnahme jedoch gewahrt man relativ noch recht deutliche Zellgrenzen, mögen die Zellgruppen auch bereits den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht haben. Beim Mäuseembryo konnte ich noch niemals einen syncytialen Zustand wahrnehmen, wie ihn Dantschakoff beim Hühnerembryo nachwies. Bei einzelnen Zellen zeigte sich sowohl das Protoplasma als auch der Kern stark basophil (indem sie sich nur durch basische Farbstoffe sehr intensiv tingieren liessen).

Bei dem Mäuseembryo konnte ich im Zellkörper der Vorstufen der Blutzellen, welcher eine homogene manchmal gleichmässig feinkörnige und deutlich basophile Struktur zeigt, um diese Zeit noch keine Spur der roten Farbe, als einem Zeichen von Acidophilie, wie es Maximow schildert, finden. Ferner gelang es weder an den am Rande, noch im Centrum einer Zellgruppe liegenden Elementen sog. amöboide Ausläufer nachzuweisen.

Der Anschauung, dass der Zellkörper junger Inselzellen Vacuolen besitze, möchte ich auch in betreff der Maus entgegentreten. Ich muss vielmehr diese Vacuolen für ein Kunstprodukt erklären, da es nur einmal gelang, und zwar an einem auch sonst wenig brauchbaren Präparate Vacuolen nachzuweisen; sonst erschien der Zellkörper immer überall gleichmässig.

Der Kern ist rundlich und stark basophil, manchmal hat er zwar polygonale oder ovale Gestalt, doch entsprechen diese Formen nicht den natürlichen, auch liegt er in der Regel in der Mitte des Zellkörpers. Die Kernmembran ist deutlich sichtbar und tritt bei basischen Farben stark hervor. Deutlich gewahren wir ein excentrisch gelegenes Kernkörperchen, die umgebende Kernsubstanz lässt eine charakteristische Chromatinfigur erkennen.

Die Struktur der Zellen in den Inseln ist also im allgemeinen einfacher als sie von anderen Forschern geschildert wurde. Diese eben erwähnten Zellgruppen werden an ihrer inneren, an das Exocölom grenzenden Fläche, von einer eigentümlichen spindelförmigen, abgeplatteten Zelllage umgeben, welche, mit der nicht zu Blutinseln differenzierten Schicht des Dottersackmesoderms zusammenhängt, während sie nach aussen nur von der cylindrischen, stark hämoglobinresorbierenden Entodermlage bedeckt sind. Die Blutinseln sind also von aussen von Entoderm-, von innen von spindelförmigen Mesodermzellen umhüllt, sie stellen überall gleichmässige polygonale Zellhaufen dar. Die Abgrenzung der primitiven Blutzellen nach innen, gegen die platten Spindelzellen ist keine so scharfe wie die gegen das Entoderm, es gehen vielmehr die beiderlei Zellarten mesodermalen Ursprungs ineinander über, da sich die eigentlichen Inselzellen erst aus den platten Mesodermalzellen entwickelt haben. Auffallend ist, dass die inneren an die platten Mesodermzellen grenzenden Zellen der Inseln anfangs kleiner

sind als die centralen. Diese Erscheinung verschwindet aber sehr schnell wieder, und alle Zellen erscheinen dann wieder gleichgross.

Aus meinen Präparaten lässt sich folgender Grund für diese Erscheinung entnehmen. Die Vermehrung der Blutinseln vollzieht sich durch lebhafte Verästelungen polygonaler Zellstränge, deren Elemente sich ehedem von den platten, mesodermalen Zellen abgezweigt haben. Natürlich sind sie dabei immer noch auf den Nachschub seitens der äusseren, platten, mesodermalen Zellen angewiesen. Doch die Zellteilung ist hier spärlicher als anderwärts, weshalb man bereits in frühen Zeiten zwei verschiedene Zellarten in den Blutinseln unterscheiden kann, die jetzt aber noch nicht so scharf getrennt sind als später. Die eine Gattung wird zur Blutzellenanlage, die andere zu Gefässwänden (Endothelzellen).

Nach meinem Dafürhalten haben sich an der Dottersackwand des Mäuseembryo die beiden Komponenten, Blutzellen und Gefässwand schon in früheren Zeiten, wo noch die Blutinseln dichtgedrängte Zellhaufen bildeten, getrennt. Die Differenzierung dieser beiden Zellgattungen geht also nicht mit der gleichzeitigen Auflösung der Inseln einher, wie dies Maximow und Dantschakoff behaupten, sondern die Auflösung der Blutinseln erfolgt erst nach der Gefässwandbildung. Darüber möchte ich nun etwas näher berichten. Die peripheren, an der Innenseite abgeplatteten Mesodermalzellen der Blutinseln hängen mit den anliegenden Dottermesodermschicht, aus welcher später keine Blutinseln entstehen, zusammen. Von dieser abgeplatteten Zelllage stammen unter lebhafter Zellteilung die rundlichen oder polygonalen Zellen, welche sich später durch Mitose selbständig zu der einen Gruppe von Blutzellen vermehren. Die aussen herumliegenden, ehedem rundlichen und isolierten abgeplatteten Mesodermalzellen dagegen pflanzen sich langsamer fort. Dadurch entstehen einerseits die runden Blutzellen, anderseits die abgeplatteten Zellagen.

Die äusseren Zellgebilde der Inseln, welche später zur Endothelwand werden, entwickeln sich nicht durch Abplattung aus den runden Inselzellen, sondern sie existieren schon von Anfang an und sicher gehen die runden Zellen aus ihnen hervor.

Die Auflösung der Inselhaufen beginnt in Übereinstimmung mit den Berichten von Maximow und Dantschakoff bei der Maus erst vom 10. Tage an. Nur äusserst selten war es bereits am 9. Tage möglich in einem ganz kleinen Teil der Blutinsel den Beginn des Prozesses nachzuweisen.

Ich möchte hier eine Figur besprechen (Taf. 18/19, Fig. N), welche den Beginn der Umwandlung der Blutinsel und daneben die schon früher zu Gefässen umgebildeten Inseln veranschaulicht. Man sieht, wie die beiden im Laufe der Entwickelung sich vereinigt haben, und wie mehrere rundliche, isolierte Zellen der Blutinsel (teils aufgelöst, teils noch in dichten Zellgruppen) nach den zusammenhängenden leeren Gefässen wandern. Am 11. Tage der Gravidität kann man schon Teile dieser Inseln in völliger Auflösung beobachten, und nur ganz kleine Gebiete restieren noch als dichte Zellhaufen. Auffallend ist dabei, dass die nicht in Auflösung sich befindenden Zellhaufen keine polygonale, sondern bereits eine mehr runde Gestalt haben, und dass die einzelnen Zellkörper starke Konturen besitzen, während diese bisher undeutliche Zellgrenzen aufwiesen, also einem Syncytium ähneln. Diese sind wohl als Vorbereitungsstadium für die Auflösung der Blutinseln aufzufassen. Solche Gebilde möchte ich lieber noch als Blutinseln bezeichnen.

Beim Mäuseembryo erstreckt sich vom 13. Tage an die Auflösung über alle Blutinseln des Dottersackes. Nicht zutreffend ist die Behauptung von Maximow, dass die Auflösung bei der Maus langsamer als bei anderen Säugetieren vor sich gehe. Beginnen tut die Umwandlung der Blutinseln in der (embryonalen) Kopfseite des Dottersackes, da wo die grösseren und zahlreicheren Blutgefässanlagen (Inseln) liegen.

Nach der Anschauung der Dantschakoff beginnt die Auflösung der Inseln (Zellgruppen) in den peripher gelegenen Zellhaufen, während die central liegenden sich noch in syncytialem Zustand befinden. Eine solche Erscheinung lässt sich am Mäuseembryo nicht beobachten. Die mit polygonalen Zellen dicht gehäuften Inseln lösten sich fast immer gleichmässig auf. Die Zellkörper erschienen dann nicht mehr polygonal, sondern rundlich. Nur dann, wenn die Blutinsel mit der leeren Gefässanlage kommuniziert, gewahrt man das Bild der beschriebenen Figur, welche zeigt, dass die Auflösung auch zuerst von der mit den leeren Gefässen in Verbindung stehenden Seite ausgeht, die andere Seite aber noch dichte Zellhaufen aufweist. (S. Taf. 18/19, Fig. N.)

Es ist sicher, dass in Übereinstimmung mit den Angaben früherer Untersucher anderer Objekte (van der Stricht u. a.) im Mäuseembryo die aus den Blutinseln freiwerdenden Blutzellen hämoglobinfrei sind, und dass sie weder mit den roten noch den weissen Blutzellen oder den Erythrocyten und Leucocyten zu vergleichen sind. Ich will diese Blutbildner daher auch gleich anderen Forschern Primitive Blutzellen nennen, nicht „Erythroblasten", weil sie von anderen Autoren als Ursprung der roten Blutzellen angesehen wurden.

Der histologische Bau der „primitiven Blutzelle" ist nicht anders als der aller einfachen, basophilen Zellen. Ihr Kern ist gross, rund, intensiv färbbar und liegt am Anfang stets in der Mitte des Zellkörpers. Er enthält ein oder zwei stark tingierte Kernkörper. Umgeben ist er von ganz wenig blassem Protoplasma, das völlig basophil ist. Vacuolen und amöboide Fortsätze waren teilweise zu erkennen, doch möchte ich sie, wie bereits bemerkt, eher für Kunstprodukte halten.

Aus diesen primitiven Blutzellen entwickeln sich dann später die ausgebildeten Blutzellen. Doch darüber gehen die Ansichten der einzelnen Autoren sehr weit auseinander, indem

die einen behaupten, dass nur die roten Blutzellen aus ihnen stammten, die anderen aber, dass sie auch noch weisse Blutkörper und Granulocyten entstehen lassen.

Nach genauem Studium ist meine Anschauung über die Differenzierung der primitiven Blutzellen in der Dottersackwand der Maus folgende.

In den mir zu Gebote stehenden Präparaten waren nur ganz wenige primitive Erythroblasten zu sehen, während andere Forscher in den früheren Stadien ausschliesslich solche Zellen in den Gefässen vorfanden.

Die primitiven Erythroblasten liessen sich leicht durch ihre grössere und glatte runde Form und ihre acidophile Färbung von anderen zahlreichen rundlichen Gebilden, welche keine so gleichmässige Kontur hatten, unterscheiden. Erstere erschienen auch homogener und zeigten sich besonders im peripheren Teil ihres Körpers heller gefärbt. Um die Umgebung des Kerns liess sich bereits Hämoglobinreaktion erkennen. Der Kern selbst war relativ klein geworden, intensiv gefärbt und enthielt undeutliche Nucleolen.

Diese, leicht unter den anderen Zellen zu erkennenden hämoglobinhaltigen Gebilde sind nach meiner Überzeugung, wenn auch im Widerspruch zu Maximow, die wirklichen primitiven Erythroblasten.

Mag auch die Zahl solcher Zellen nur eine beschränkte sein, so gewahrt man sie doch ziemlich lange in den Gefässen des Dottersackes. Später natürlich verschwinden sie vollständig.

Die hämoglobinlosen Zellelemente des Mausembryo sind viel zahlreicher als die „primitiven Erythroblasten“, und aus ihnen entwickeln sich erst die definitiven roten Blutzellen, wie das auch von anderen Autoren behauptet wird.

Über die Art und Weise wie die roten Blutzellen aus den beschriebenen hämoglobinfreien Zellen hervorgehen, und wel-

cher Name für sie passend ist, sind die Meinungen der Autoren bisher verschieden. Dantschakoff nannte sie einfach „primitive Blutzellen“, und da sie gleiche Grösse mit den Lymphocyten haben, bezeichnet sie dieselben in ihrer Tabelle auch „Lymphocyten“. Maximow schreibt ähnlich. Er behauptet, dass die Lymphocyten vor den roten Blutzellen auftreten, er stellt damit primitive Erythroblasten und Lymphocyten auf eine Stufe.

Ob nun aber diesen Lymphocyten nur wegen ihrer Form und wegen ihres chemischen Verhaltens, wenn sich auch später aus ihnen die definitiven Erythrocyten differenzieren, und sie so ontogenetisch zu Stammzellen für die Erythrocyten werden, dieser Name mit Recht zukommt, ist mindestens fraglich.

Vielleicht lassen sich die hämoglobinlosen, grossen Blutzellen der früheren Stadien so nennen, bestimmt ist das jedoch an meinem Objekt nicht zu entscheiden, da die „Lymphocyten“ sich als erste in den Gefässen des Dottersacks sich entwickeln, aus welchen dann im Laufe des Embryonallebens die definitiven Erythroblasten entstehen.

Wenn ich nochmals die Hauptpunkte meiner Befunde bei der Maus zusammenfasse, so differenzieren sich die primitiven Blutzellen erst am Ende des 11. Tages der Gravidität. Vor diesem Zeitpunkt zeigten die Blutinseln des Dottersackes überall gleichmässige Basophilie und die Zellhaufen sind dicht gedrängt beieinanderliegend. Nach dieser Zeit nehmen einige Zellen, die sog. primitiven Erythroblasten Hämoglobin auf, während die Mehrzahl der primären Blutzellen noch basophil bleibt. Es fragt sich nun, ob diese basophilen Blutzellen den Namen Lymphocyten verdienen?

Ich selbst kann, an der Hand meines Untersuchungsmaterials natürlich den bisherigen Behauptungen vieler Forscher, dass die Lymphocyten viel früher entstehen als die roten

Blutzellen, und dass sie die Mutterzellen für die definitiven Erythroblasten bilden, nicht entgegentreten, sondern vermag nur drei Tatsachen anführen, welche sich aus meinen Beobachtungen ergeben haben:

1. Die hämoglobinfreien frühen embryonalen Blutzellen werden später überhaupt zu den hämoglobinhaltigen Erythrocyten. 2. Die Vermehrung der definitiven Erythrocyten geschieht nach dem 15. Tage der Tragzeit noch durch Kernteilung der hämoglobinhaltigen, sog. Megaloblasten, ohne dass die neugeteilten Zellen noch einmal das Stadium hämoglobinloser Lymphocyten zu durchlaufen hätten. 3. Man gewahrt vom 14.—15. Tage zwischen den roten, hämoglobinhaltigen Blutzellen einige grosse, rundliche oder verästelte Kerne, mit deutlichen Kernkörperchen, welche von ganz wenig Protoplasma saumartig umgeben sind. Diese lassen sich von anderen Zellen schon bei schwacher Vergrösserung leicht unterscheiden und sind nach meiner Meinung ohne Zweifel Leucocyten.

An den mir zur Verfügung stehenden Präparaten war es niemals möglich zu beobachten, dass an der Peripherie der Gefässe Zellen ohne Hämoglobin lagen, während im mittleren Teil schon teilweise ausgebildete definitive Erythroblasten zu sehen waren, wie dies Dantschakoff bei den Vögeln behauptet. Nur mit ganz wenigen Ausnahmen erscheinen die rundlich gewordenen primitiven Blutzellen schon als hämoglobinhaltige Megalocyten.

Es fragt sich nun, wo entwickeln sich die Leucocyten? Extravasculär oder intravasculär?

Nach meiner Überzeugung entstehen die Leucocyten innerhalb der Gefässe aus den primitiven, basophilen Blutzellen, doch stimmt meine Auffassung der Entwickelung der beiden Zellarten mit der anderer Forscher nicht überein. Die Hauptmasse der (hämoglobinlosen) primitiven Blutzellen wandelt sich durch Hämoglobinaufnahme zu definitiven Erythro-

cyten um, während eine ganz minimale Zahl der primitiven Blutzellen sich zu echten Leucocyten differenziert. Man kann beide Typen aber erst vom 14.—15. Tage an deutlicher unterscheiden, weil sich die definitiven Erythrocyten erst von da ab durch den Hämoglobingehalt vor den anderen basophilen Zellen auszeichnen.

Selbstverständlich vermehren sich auch die übrigbleibenden basophilen Blutzellen durch Zellteilung immer mehr.

Fraglich ist es nur, ob diese sich immer vermehrenden basophilen Zellen der mittleren Tragezeit Leucocyten werden. Meine Meinung ist die, dass diese Zellarten sich zum Teil sicher zu Leucocyten, zum Teil durch Hämoglobinaufnahme aber auch zu definitiven Erythrocyten weiter umbilden, genau so, wie sich die primitiven Blutzellen zu den definitiven Erythrocyten differenziert haben.

Und in der Tat finden sich in den Gefässen des Embryonalkörpers immer noch in den späteren Stadien mehr oder weniger Megaloblasten, welche wirklich von Leucocyten abstammen. Es lassen sich also auch die primitiven Blutzellen und die nach der Differenzierung der primitiven Erythroblasten noch übriggebliebenen hämoglobinfreien Blutzellen einfach als Lymphocyten bezeichnen, wie dies auch von anderen Autoren geschehen ist, so dass diese letzteren Zellgattungen mit den grossen Lymphocyten fast homolog sind.

Wegen der nachfolgenden Verhältnisse der differenzierten Blutzellen möchte ich hier lieber eine Übersicht über die Entwickelung der Blutzellen geben:

Primitive Blutzellen

Primitive Erythroblasten — Hämoglobinfreie — Blutzellen

(wenig) Lymphocyten — Megaloblasten

Leukocyten — Megaloblasten — Monoblasten

Monoblasten

Diejenigen hämoglobinlosen Blutzellen, welche sich eben von den primitiven Blutzellen abgezweigt haben, wurden deshalb nicht Leucocyten genannt, wenn auch später einige Erythroblasten von Leucocyten sich differenzieren, weil die erste Generation der sich von den primitiven Blutzellen abscheidenden Zellen überhaupt erst durch Hämoglobinansammlung zu definitiven Erythrocyten umgebildet wird. Die Vermehrung der definitiven Erythrocyten geschieht nachher ausschliesslich aus diesen ersten, bereits mehr oder weniger hämoglobinhaltigen „Megalocyten", allein das ist nicht so wichtig, da bei der Maus in der Folge sich einige Erythroblasten ja auch aus Leucocyten abspalten. Die Hauptsache ist doch wohl, ob man die früheren, hämoglobinfreien, hauptsächlich zu Erythroblasten werdenden Blutzellen mit Recht einfach als Leucocyten bezeichnen kann oder nicht. Und erst in der Beantwortung dieser Frage teilen sich die Meinungen, indem die einen behaupten, die Entwickelung beginne zuerst mit der Bildung der weissen, die anderen mit der der roten Blutzellen.

Nennt man die ersten hämoglobinlosen Zellarten Lymphocyten, so geht die Hämotopoese von den Leucocyten aus, welche dann nachher entweder zu definitiven Erythrocyten oder Leucocyten werden. Ganz anders ist es dagegen, wenn man die ersten hämoglobinlosen Zellen nicht als Leucocyten, sondern noch als „primitive Blutzellen" bezeichnet. Dann treten die roten Blutzellen früher auf als die Leucocyten, welche erst vom 14.—15. Tage an deutlich zu erkennen sind. Unwesentlich ist es dabei, dass später wohl aus diesen letzteren noch einige Erythrocyten abgespalten werden.

Zum Schluss möchte ich die Entwickelung des Blutes bei dem Mäuseembryo nochmals kurz zusammenfassen.

Bis zum 10. Tage der Tragezeit erscheinen die Blutinseln an der Dottersackwand noch überall als dichte Gruppen poly-

gonaler und vollkommen basophiler Zellen. Bereits vom 11. Tage an beginnt die Auflösung der Blutinseln. Die bisherigen höckerigen, polygonalen und dichtgedrängten Zellgebilde werden getrennt, teilweise kommunizieren diese in Dissolution begriffenen Elemente mit den anliegenden leeren Gefässanlagen. Diese einzelnen, isolierten Gebilde heissen „primäre Blutzellen".

Einzelne Zellen, welche keine polygonale Form haben, erscheinen getrübt infolge des durch basische Farbstoffe tiefer gefärbten Protoplasmas.

Vom 12. Tag an nehmen die Zellen derjenigen Inseln an der Dottersackwand, welche noch nicht im Zerfall begriffen sind, statt der polygonalen Gestalt, eine ganz kreisrunde Gestalt an. Auch die Kommunikation der leeren Gefässe mit den sich auflösenden Inseln besteht noch. Ende des 11. Tages treten zum ersten Male primäre Erythroblasten auf.

Der 13. Tag lässt in einzelnen rundlichen, „primitiven Blutzellen" spurweise Hämoglobin erkennen. Die Zellen selbst sind vollständig kreisrund geworden; ihr Kern ist verkleinert und liegt excentrisch im Zellkörper. Das Protoplasma, das ehedem nur einen schmalen Saum bildete, hat sich dagegen vermehrt.

Der Kern wird von basischen Farben intensiver gefärbt; seine Kernkörperchen erscheinen undeutlich und kaum sichtbar.

In dieser Periode ist die Mitose nicht allein der primären Blutzellen lebhafter, sondern auch die Teilung der Blutzellen überhaupt ist oft doppelt so stark als in den übrigen Zellen. Diese Erscheinung erstreckt sich neben den gewöhnlichen auch auf die kleineren Zellen und beruht wohl darauf, dass ihre Vermehrung wegen ihres Bedarfes seitens des Embryo eine schnellere sein muss. Eine Mehrteilung der Zellen, wie sie andere Autoren beschrieben, konnte am Mäuseembryo nicht nachgewiesen werden.

Vom Ende des 13. oder Anfang des 14. Tages an lassen sich ausser den primären Erythroblasten in den Gefässen dreierlei Zellgattungen beobachten. Man sieht homogene, hämoglobinhaltige, kreisrunde Formen, deren Protoplasma rötliches Aussehen hat. Der Kern liegt excentrisch und ist stark basophil. Nucleolen fehlen bereits. Dieser Typ sind die definitiven Erythroblasten. Die wenigen grossen, hauptsächlich runden hämoglobinlosen Gebilde, welche zuweilen Pseudopodien und intensiv tingierte Nucleolen besitzen, sind die basophilen Lymphocyten. Sie sind den primären Blutzellen noch sehr ähnlich, erstere sind nur etwas schwächer gefärbt und kleiner als letztere. Die dritte auch kreisrunde Art ist bedeutend kleiner, hat excentrisch liegenden, intensiv tingierten Kern und homogenes, hämoglobinhaltiges Protoplasma. Diese letzte Gattung ist sicher durch Zellteilung der definitiven Erythroblasten entstanden, weil in dieser Zeit in den hämoglobinhaltigen Erythroblasten noch immer lebhafte Teilungsfiguren zu sehen sind.

Die Erythroblasten der Zeit vom 15. Tage zeichnen sich durch grossen Hämoglobinreichtum aus. Ihr Kern schrumpft immer mehr, ihr Protoplasma dagegen nimmt an Grösse zu.

Vom 15. Tage ab differenzieren sich die Erythroblasten in den Gefässen des Dottersackes in zwei weitere Unterarten: Die eine besitzt einen kreisrunden Zellkörper, dessen Hämoglobin durch Eosinfärbung sehr deutlich erscheint; ihr Kern liegt excentrisch und ist stark basophil. Die zweite Form hat ebenfalls kreisrunde Gestalt, doch nicht so viel Hämoglobin, ist also blasser. Der Kern liegt fast in der Mitte des Zellkörpers, er ist intensiv gefärbt, strukturlos und frei von Nucleolen.

Von diesen beiden Typen ist gewiss der erstere der mehr entwickelte, und der letztere, weniger häufige, der jüngere.

Seit dem 17. Tage scheint dieser Unterschied wieder verschwunden zu sein, doch gibt es sicher noch hämoglobinarme Erythrocyten im Blute, nur sind sie jetzt sehr schwer zu

finden, da die hämoglobinreichen Erythrocyten äusserst zahlreich vorhanden sind.

Auch basophile Leucocyten befinden sich unter den Erythrocyten, doch haben sie einen weniger typischen, grossen Kern.

Da auffallenderweise jetzt schon kernlose Erythrocyten nachzuweisen sind — wenn auch nur in geringer Zahl — so kann man obigen Zeitpunkt für die Anfangszeit der Entkernung der Erythrocyten erklären. Erst ab 18. oder 19. Tag wird die Kernausstossung allgemein, denn dann haben die Erythrocyten entweder gar keinen Kern mehr, oder er hat sich schon sehr stark der Peripherie genähert.

Auf diese „Kernaustrittserscheinungen" werde ich später nochmals zurückkommen.

Kurz vor der Geburt (ungefähr 20. oder Anfang des 21. Tages) gibt es nur noch vereinzelte kernhaltige Erythrocyten in den Gefässen, die anderen Erythrocyten sind bereits eine weitere Veränderung eingegangen.

Eine Zeitlang nach dem Kernaustritt behalten diese noch ihre kreisrunde Gestalt bei, dann werden sie glockenförmig. Diese in der Seitenansicht glockenförmigen Zellen unterscheiden sich ein wenig von ihren mütterlichen Erythrocyten. Sie sind etwas stärker von Eosin gefärbt und etwas grösser. Solche Einzelheiten sind natürlich in der grossen Menge des embryonalen Blutes nur wenig oder gar nicht erkennbar.

Merkwürdig ist, dass die glockenförmigen Erythrocyten überall ganz gleichmässig sind, während die noch kernhaltigen und diejenigen, welche eben ihren Kern ausgestossen haben, mehr oder weniger feingekörnt sind. Diese Veränderungen gehen aber noch weiter: Liegt der Kern noch im Centrum des Zellkörpers, so ist die Zelle sehr gross, ähnlich den Megalocyten oder primären Blutzellen, sie hat jedoch bis zu $^3/_5$ ihrer Grösse verloren, wenn der Kern bereits bis an den Zellrand getreten

ist. Hat er aber endlich die Zelle ganz verlassen, so besitzt sie noch ungefähr die Hälfte ihres ursprünglichen Umfanges, oder sie ist noch etwas kleiner geworden als die mütterliche Zelle. Nach einiger Zeit erhält dann der kernlose Erythrocyt die bereits beschriebene Figur. Sein Zellrand ist stark lichtbrechend, während das Centrum homogen und hell erscheint.

Endlich erübrigt es sich noch über die Frage der Entkernung zu sprechen, welche ich bei den obigen Umwandlungen der Erythrocyten schon kurz erwähnte.

Über das Verschwinden dieser Kerne in den älteren Erythrocyten herrschen zwei Anschauungen. Der eine Teil der Hämatologen nimmt einen Kernaustritt, der andere eine intracelluläre Karyolyse an.

Zum Beweise für den „Kernaustritt" hat Maximow einige Abbildungen, welche diesen Vorgang beweisen sollen, angeführt und sagt davon: Solche Bilder, wie der gerade im Moment des Kernaustrittes fixierte Normoblast, sind meiner Meinung nach absolut beweisend, es können keine Artefakte sein. Neben solchen Normoblasten mit heraustretenden Kernen findet man auch stets Phagocyten mit verschlungenen Erythroblastenkernen im Protoplasma. Alle Tatsachen sprechen also für die Kernausstossung, keine dagegen, und das Umgekehrte gilt von der Karyolyse. Es nehmen eine Entkernung der Erythrocyten durch Karyolyse an: Nägeli, Scott, Lobenhoffer und Schridde; durch Kernaustritt: Pappenheim Jolly, v. d. Stricht, Weidenreich, Saxer und Maximow an.

Auch ich schliesse mich der letzten Richtung, welche eine Entkernung der Erythrocyten durch Kernaustritt annimmt, an. Denn an der Hand der mir zu Gebote stehenden Präparate gelang es sehr gut den Kernaustritt nachzuweisen und in seinen einzelnen Abschnitten zu verfolgen.

Nach den beobachteten Vorgängen spielt sich dieser Prozess auf folgende Weise ab (siehe Taf. 18/19, Fig. O):

Die Lage des Zellkernes wird zunächst excentrisch, dann wandert er durch das Protoplasma, bis er dessen Rand erreicht. Sobald er ihn berührt hat, macht der Zellkörper eine Ausbuchtung in der Richtung der Kernbewegung, so dass noch einige Zeit von Protoplasma umgeben ist, obwohl er das eigentliche Gebiet der Zelle schon verlassen hat. Endlich wird der Fortsatz des Zelleibes wieder eingezogen, und der nackte Kern liegt extracellulär. Der Kern bleibt dann noch einige Zeit zwischen den Erythrocyten unverändert, bis er zuletzt ganz verschwindet. —

Auch über den Prozess der Gefässwandbildung an den Blutinseln glaube ich mich kurz fassen zu können, weil über diesen Vorgang bereits eine sehr reichhaltige und genaue Literatur vorhanden ist.

Über die Existenz der Endothelwand der Blutinseln habe ich schon oben bemerkt, dass sie beim Mäuseembryo im ersten Stadium ihrer Entwickelung als ein Teil der Mesoblastschicht des Dottersackes, im Zusammenhang mit der anderen Mesoblastschicht auftritt. Eine solche Wand befindet sich jedoch in dieser frühen Zeit nur an der nach dem Exocölom gerichteten Seite als ein mesodermaler Überzug aus Gruppen platter Zellen; also nur einseitig, indem eine Abgrenzung zwischen den Blutinseln und den Cylinderzellen des Dotterentoderms noch fehlt.

Später tritt dann auch zwischen Blutinseln und Dotterentoderm eine Isolierung dadurch ein, dass entweder eine Abplattung der zwischen Blutinselzellmasse und Dotterentoderm gelegenen Zellelemente selbst stattfindet, oder indem sich von ausserhalb der Inseln die neugebildeten bereits charakteristisch abgeplatteten, mesodermalen Zellen dazwischenschieben.

Diese Vorgänge sollen durch zwei schematische Zeichnungen erklärt werden (siehe Fig. 25).

Fig. 25a veranschaulicht den ersten Fall. Man sieht deutlich drei ganz aussen gegen das Dotterentoderm liegende Inselzellen, welche schon ziemlich stark abgeplattet sind und spindelförmig ausgezogen erscheinen. Solche Spindelzellen liegen immer entweder isoliert oder schon nebeneinander lagernd in der Zwischenlage zwischen den beiden embryonalen Zellschichten.

Man beobachtet ferner, dass diese länglichen Zellenbilder im Seitenteil der Blutinsel mit den abgeplatteten Mesodermallagen, der sog. Endothelschicht, welche die nach dem Exocölom

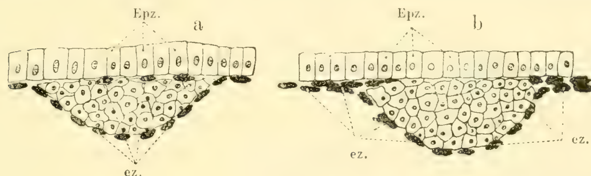


Fig. 25.

Schematisches Bild der Gefässentwickelung in der Dottersackwand. ez. = Endothelzelle. Epz. = Epithelzelle des Visceralblattes des Dottersackes.

gerichtete Inselfläche umhüllen, nicht zusammenhängen. Günstige Präparate lassen natürlich die Übergangsformen von den polygonalen Blutinselzellen zu den abgeplatteten, spindelförmigen Typen leicht verfolgen. Ich möchte nochmals betonen, dass die Wand der Blutinseln zum Teil durch charakteristische Abplattung von Inselzellen gebildet wurde.

Die andere Figur, Fig. 25b, versinnbildlicht den zweiten Fall. Wir sehen, wie sich durch fortwährende Vermehrung die abgeplattete Mesoblastschicht, welche mit dem die Exocölomseite umhüllenden Endothel zusammenhängt, allmählich von den seitlichen Teilen der Blutinsel her sich eindrängt.

Auffallend ist, dass diejenige Mesoblastschicht, welche die anderen Teile des Exocöloms auskleidet aus einer einfachen

Zellage besteht, während jene an die Blutinseln angrenzende zwei Zellreihen aufweist. Die eine hängt nur mit dem den exocölomwärts gelegenen Teil umgebenden Endothel zusammen, während die andere nächst dem Dotterentoderm zwischen Blutinsel und Dotterentoderm sich hindurchschiebt.

Auf diese eben beschriebene Weise entsteht nach meiner Auffassung die äussere zwischen Insel und Dotterentoderm vorhandene Endothelschicht. Sie entwickelt sich also einesteils durch Abplattung der Inselschicht, andernteils durch Einkeilung der seitlichen abgeplatteten Mesoblastschicht. Die zuweilen sichtbaren Zellteilungsfiguren der platten, mesodermalen Gebilde am Rande der Blutinseln lassen darauf schliessen, dass die neugebildeten Zellen teils als Ergänzung der Plattenschicht der wachsenden Blutinsel benützt werden, teilweise aber auch zur Endothelhüllenbildung zwischen Dotterentoderm und Insel beitragen.

Der Nachweis von Granulocyten oder eine extravasculäre Entwickelung der Blutzellen im Mäuseembryo, welche beide bei den Vögeln ziemlich frühzeitig auftreten, war mir, ebenso wie Maximow, nicht gelungen.

Wenn wir das oben Auseinandergesetzte zusammenfassen, so ergibt sich also beim Mäuseembryo, dass der Dottersack nicht nur eine grosse Bedeutung als Ernährungsorgan für den wachsenden Embryo hat, sondern dass er auch die erste und wichtigste Entwickelungsstätte des embryonalen Blutes darstellt. Weil bei den Säugern die Entwickelung der hämatopoetischen Funktion der Leber eine sehr frühzeitige ist, hat wohl der blutbildende Vorgang im Dottersacke etwas nachgelassen, doch glaube ich sicher annehmen zu dürfen, dass wenigstens bei der Maus die Hämatopoese des Dottersackes bis zur Geburt in Tätigkeit ist.

Der Höhepunkt der Blutentwickelung des Dottersackes umfasst beim Mäuseembryo die Zeit vom 10.—14. oder 15. Tage der Schwangerschaft. Nachher lässt sie bedeutend nach und ist zuletzt kaum mehr zu beobachten. Trotzdem kann ich dem nicht zustimmen, was Maximow darüber berichtet:

„Bei Ratte und Maus existiert ein sehr wichtiger Unterschied in der Blutbildung im Dottersack. Es kommt in ihm nicht zur Bildung von secundären Erythroblasten aus den Lymphocyten, sondern die Hämatopoese, die zuerst, wie bei den andern Säugern verläuft, beschränkt sich hier auf die Bildung von primitiven Erythroblasten und Lymphocyten, wonach das Gefässnetz des Dottersackes bei 7—8 mm Körperlänge zu veröden beginnt.

Die definitiven Erythroblasten erscheinen bei Ratte und Maus relativ viel später. Bei Kaninchen, Katze und Meerschweinchen erst in Stadien von 7,5—8 mm Körperlänge, und zwar in der Leber, in geringer Anzahl auch im Kopfmesenchym.

Sie entstehen hier ebenso aus wuchernden Lymphocyten, wie bei den anderen Tieren.“

Dagegen möchte ich entschieden behaupten, dass bei der Maus sich die definitiven Erythrocyten sicher im Dottersack entwickeln, wie bei anderen Säugern und Vögeln, und dass der Dottersack beim Embryo der Maus auch eine wirkliche hämatopoetische Funktion für den Embryo erfüllt.“

Literaturverzeichnis.

1. Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. 1897, 1901, 1902.
2. Derselbe, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. 2. Aufl.
3. Burckhard, G., Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1901.
4. Dantschakoff, W., Untersuchungen über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. 1. Die erste Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ. Anat. Hefte. Heft 113. Bd. 37. 1908.
5. Disse, F., Die Vergrösserung der Eikammer bei der Feldmaus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68. 1906.
6. Derselbe, Die Eikammer bei Nagern, Insektivoren und Primaten. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 15. 1905.
7. Duval, M., Le Placenta des Rongeurs. Paris 1892.
8. Engel, Die Blutkörperchen im bebrüteten Hühnerei. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 44. 1895.
9. Derselbe, Über kernlose Blutkörperchen bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. 1906.
10. Derselbe, Die Blutkörperchen des Schweines in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899.
11. Derselbe, Über kernhaltige rote Blutkörperchen und deren Entwickelung. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 29. 1906.
12. Goldmann, E., Neue Untersuchungen über die äussere und innere Sekretion des gesunden und kranken Organismus. Im Lichte der „vitalen Färbung". Tübingen 1912.
13. Grosser, O., Vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Eihäute und der Placenta. Wien und Leipzig 1909.
14. Helly, Eine Modifikation der Zenkerschen Fixierungsflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1903. Bd. 20.

15. Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere.
16. Hubrecht, A. A. W., Die Säugetierontogenese und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere. Jena 1909.
17. Kolster, R., Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte. Heft 68. Bd. 22. 1903.
18. Derselbe, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anat. Hefte. Heft 64/65.
19. Derselbe, Die Embryotrophe placentarer Säuger mit besonderer Berücksichtigung der Stute. Anat. Hefte. Heft 59. 1901.
20. Maximow, A., Über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes beim Säugetierembryo. Fol. hämat. 4. Jahrg. 1907.
21. Derselbe, Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. Die frühesten Entwickelungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo, bis zum Anfang der Blutbildung in der Leber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. 1909.
22. Melissinos, H., Die Entwickelung des Eies der Mäuse (Mus musculus, Var. alb. und Mus rattus albus) von den ersten Furchungsphänomenen bis zur Fortsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.
23. Pappenheim, Über lymphoide basophile Vorstufen der Erythroblasten. Fol. hämat. Jahrg. 5. Nr. 6. 1906.
24. Derselbe, Über Entwickelung und Ausbildung der Erythroblasten. Virchows Arch. 1896. Bd. 145.
25. Pujiula, D., Die Frage der Riesenzellen bei der Entwickelung der Maus (Mus musculus, Var. alb.). Actas y Memorias del Primer Congresso de Naturalistas Españolas. Zaragoza. 1909.
26. Rückert u. Mollier, Die erste Entstehung der Gefässe und des Blutes bei Wirbeltieren. O. v. Hertwig. 1906.
27. Saxer, Über die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen etc. Anat. Hefte. Heft 19. Bd. 6. 1896.
28. Schauinsland, Die Entwickelung der Eihäute der Reptilien und der Vögel. Handb. der vergl. u. exper. Entwickelungslehre d. Wirbeltiere von Hertwig. 1906.
29. Schultze, O., Über die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz. Bd. 38. 1911.
30. Selenka, E., Studien über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. I. Heft: Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.
31. Sobotta, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45.
32. Derselbe, Die erste Entwickelung des Mäuseeies nach der Furchung. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der 15. Versamml. in Bonn 1901.
33. Derselbe, Die Entwickelung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionsfalten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61. 1902.

34. Derselbe, Weitere Mitteilungen über die Entwickelung des Eies der Maus. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Berlin 1908.
35. Derselbe, Zur Entwickelung der Maus (Keimblätter, Allantois, Eihäute etc.). Verhandl. d. anat. Gesellsch. Giessen 1909.
36. Derselbe, Die Entwickelung des Eies der Maus vom ersten Auftreten des Mesoderms an bis zur Ausbildung der Embryonalanlage und dem Auftreten der Allantois. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 78. 1911.
37. Derselbe, Über die Entwickelung des Dottersackes der Nager mit Keimblattinversion (mittlere und späte Stadien) und dessen Bedeutung für die Ernährung des Embryo. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Greifswald 1913.
38. Sobotta u. Burckhard, G., Reifung und Befruchtung des Eies der weissen Ratte. Anat. Hefte. Heft 127. Bd. 42. 1910.
39. Weidenreich, Die roten Blutkörperchen I. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch. (Merkel u. Bonnet.) Bd. 13. 1903.
40. Derselbe, Über die Entstehung der weissen Blutkörperchen im postfetalen Leben. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der 19. Versammlung in Genf. 1905.
41. Derselbe, Über die zelligen Elemente der Lymphe und der serösen Höhlen. Verhandl. der anat. Gesellsch. auf der 21. Versamml. in Würzburg 1907. Ergänzungsheft zu Bd. 30 d. Anat. Anz.
42. Widakowich, V., Über die erste Bildung der Körperform bei Entypie des Keimes. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Ratte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 99. 1909.
43. Derselbe, Über die regelmässige Orientierung des Eies im Uterus der Ratte. Anat. Anz. Bd. 38. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 18, 19 und 20.

(Über die Bezeichnung siehe auch oben S. 471/472).

Fig. A. Funktionstätige Riesenzelle (r z), umgeben von teilweise schon veränderter Decidua. R′ = tiefliegende Riesenzelle mit langen Fortsätzen. Vergrösserung 220.

Fig. B. Deciduagewebe von einer Riesenzelle stark verändert. dm = Detritusmasse. Vergrösserung 220.

Fig. C. Veränderte Decidua kurz vor der Neubildung der Uterushöhle. Vergrösserung 220.

Fig. D. Decidua capsularis nach der Neubildung der Uterushöhle. Vergrösserung 220.

Fig. E. Verschiedene Funktionszustände der Riesenzelle. a) Riesenzelle ohne Fortsätze (Beginn der Funktionstätigkeit). b) Riesenzelle mit Fortsätzen (höchstes Stadium der Funktionstätigkeit).

Fig. F. Karyolyse der Riesenzellen in ihren einzelnen Stadien.

Fig. G. Fettresorption der Riesenzelle. k = Kern der Riesenzelle; r = Reste der Deciduazellen. (Flemming-Safranin-Präparat.)

Fig. H. Fettige Metamorphose der Symplasmamassen der Decidua. (Flemming-Safranin-Präparat.)

Fig. I. Struktur der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes (zottenfreier Teil). Die Abbildung zeigt die Zellen kurz vor Beginn ihrer drüsigen Tätigkeit. (Flemming-Safranin-Präparat.)

Fig. K. Teilweise schematische Darstellung der Drüsengranula der Epithelzellen des visceralen Dottersackblattes in funktionstätigem Zustand (zottenfreier Teil). (Flemming-Safranin-Präparat.)

Fig. L. Glykogenresorption im Epithel des visceralen Dottersackblattes. 2. Stadium. a) Zahlreiche Glykogenschollen in der Detritusmasse ausserhalb der Grenzmembran. (B e s t sche Glykogen-Färbung.)

Fig. M. Glykogenresorption im visceralen Dottersackepithel (Zottenteil). (B e s t sche Glykogen-Färbung.)

Fig. N. Umbildung der Blutinseln. 1. Stadium. (b i = Blutinseln; m = Mesodermalzellen; P e = primitiver Erythrocyt; P b = primitive Blutzellen; a b = abgeplattete Zellen.)

Fig. O. Darstellung des Kernaustrittes aus den roten Blutzellen; und ausgebildete Leucocyten.

Nachtrag zu obiger Veröffentlichung

von

J. Sobotta.

Während der Korrektur der obenstehenden Veröffentlichung brach der Krieg aus und der Verfasser reiste mit dem Manuskript und den Belegpräparaten plötzlich ab, ohne dass es dem Schreiber dieser Zeilen gelang, in einigen noch unklaren Punkten des Manuskriptes eine Verständigung mit dem Verfasser zu erzielen; es gilt das namentlich für das Kapitel über die Riesenzellen (S. 518 ff.). Ich möchte daher, da der Verfasser ausser dem von mir korrigierten Manuskript auch seine Belegpräparate mit sich genommen hat und mir angesichts der Unmöglichkeit einer erneuten Aussprache über einige vielleicht dem Leser nicht ganz leicht verständliche Punkte eine erneute Kontrolle unausführbar war, einige Worte in der Riesenzellenfrage hinzufügen.

Asai sagt auf Seite 530:: „da ja die Riesenzellen selbst im ständigen Wechsel des Entstehens und Verschwindens sich befinden". Man könnte aus dieser Äusserung vielleicht falsche Schlüsse auf die Abstammung dieser Zellen machen, die vom Verfasser nicht beabsichtigt waren. Es ist ja oben (S. 518) der verschiedenen Anschauungen über die Herkunft der Riesenzellen gedacht worden. Der Hauptgrund gegen eine mütterliche Abstammung der fraglichen Elemente liegt in ihrer von

allen Untersuchern einstimmig festgestellten biologischen Funktion der ausgiebigen Zerstörung mütterlichen Gewebes. Rein morphologisch lässt sich bei der starken Durchwachsung der beiden (mütterlichen und fetalen) Gewebsarten eine Entscheidung gar nicht treffen. Wenn für die mütterliche (deciduale) Abstammung der Umstand spricht, dass unzweifelhaft Riesenzellen zugrunde gehen und dass man deciduaartige kleinere Zellen sich zu Riesenzellen vergrössern sieht, um Ersatz für den Abgang durch Degeneration zu schaffen, so muss andererseits betont werden, dass in der äusseren Zellage der Keimblase, schon bevor eine innige Verbindung dieser mit der Uteruswand eintritt, auffällig grosse und plasmareiche Zellen zu beobachten sind, die sehr wohl als die Vorläufer der späteren Riesenzellen angesehen werden können. Die Zahl dieser Zellen ist natürlich viel zu gering, um den späteren Bedarf an Riesenzellen und den Ersatz gleichzeitig zu decken. Es ist aber, was sich wegen der inzwischen eingetretenen innigen Durchwachsung von fetalen und mütterlichen Bestandteilen nicht mehr kontrollieren lässt, sehr wohl möglich, dass sich auch die übrigen Zellen der äusseren Begrenzung der Keimblase (= Reichertsche Membran) zu Riesenzellen umgebildet haben bzw. sich successive umbilden und damit auch den Ersatz für zugrunde gegangene schaffen, zumal die genannte Membran ja später (s. o.) nicht mehr zellig ist. Bei der enormen Grösse der Riesenzellen täuscht man sich leicht über deren Zahl, d. h. man überschätzt sie; auch ist es möglich, dass die fetalen Mutterelemente der Riesenzellen sich, bevor sie sich zu solchen vergrössern, durch Mitose vermehren (Mitosen der Riesenzellen werden bekanntlich nicht beobachtet).

Aus dem anatomischen Institut zu Rostock.

DIE ENTWICKELUNG
DES
VORDEREN EXTREMITÄTENSKELETTES BEIM HAUSHUHN.

VON

FRITZ PREIN,
ROSTOCK.

Mit 11 Textabbildungen und 7 Figuren auf den Tafeln 21—22.

A. Einleitung.

Bei seinen Versuchen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern fand D. Barfurth am Schluss der Brutperiode 1910 an den Flügeln von 9—11 tägigen Embryonen hyperdactyler Abstammung „eine eigentümliche Protuberanz", die er in seiner ersten Mitteilung über diesen Gegenstand als „Flügelhöcker" bezeichnet. Dieser Flügelhöcker hat seinen Sitz oberhalb des radialen Flügelfortsatzes (Daumens) und wurde sowohl bei Landhühnern als auch bei Orpingtonhühnern hyperdactyler Abstammung gefunden. In seiner im Archiv für Entwickelungsmechanik (XXXIII. Band, 1911) erschienenen Arbeit „Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie" kommt D. Barfurth zu dem Ergebnis, dass der Flügelhöcker eine hyperdactyle, rudimentäre und transitorische Bildung ist. Seine Untersuchungen über den Flügelhöcker erstreckten sich hauptsächlich auf Embryonen hyperdactyler Orpingtonhühner und Landhühner, also auf erst durch Züchtung hyperdactyl gewordene Rassen. Es war nun selbstverständlich von grossem Interesse festzustellen, ob bei einer alten, hyperdactylen Rasse die Verhältnisse ebenso liegen, bzw. ob hier die Hyperdactylie an der vorderen Extremität in noch stärkerem Masse auftritt. Die Hühnerrasse, die für diese Untersuchungen das geeignetste Material versprach, war in erster Linie die Houdanrasse, da hier die Hyperdactylie der hinteren Extremität in hohem Masse hereditär und bereits oft Gegenstand wissenschaftlicher For-

schung gewesen ist (Grönberg, Pfitzner, Anthony, Braus, Kaufmann-Wolf). Dagegen ist bisher die vordere Extremität weder beim Houdanhuhn noch bei anderen Rassen, abgesehen von den erwähnten Untersuchungen D. Barfurths, auf hyperdactyle Bildungen untersucht worden. Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen des Flügelhöckers beim Houdanhuhn ist von D. Barfurth in einer Sitzung der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock berichtet worden.

Um nun die Befunde am hyperdactylen Flügel möglichst genau mit denen des normalen vergleichen zu können, wurde in mir der Wunsch erweckt, die Entwickelung der normalen vorderen Extremität aus eigener Anschauung kennen zu lernen, insbesondere das für hyperdactyle Bildungen in erster Linie interessierende Skeletsystem in den einzelnen Stadien der Entwickelung zu verfolgen. So entstand denn die vorliegende Arbeit.

Mein Material entstammt den experimentellen Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern, die von D. Barfurth im anatomischen Institut zu Rostock angestellt werden. Es stand mir hier eine grosse Zahl normaler Embryonen zur Verfügung, die durch künstliche Bebrütung gewonnen wurden. Das Material wurde von einem Stamme normalzehiger Landhühner geliefert, der bereits in der vierten Generation normalzehig war. Insgesamt wurden 276 Nachkommen dieser Generationen auf Hyperdactylie untersucht mit dem Ergebnis, dass in keinem einzigen Falle Zeichen irgendwelcher Hyperdactylie vorgefunden wurden. Es kann dieses Material also als unbedingt normal gelten. Die gesamten Embryonen, die ich für meine Untersuchungen verwendet habe, waren in Pikrin-Schwefelsäure nach Kleinenberg fixiert und in 70%igem Alkohol aufbewahrt.

Von Untersuchungsmethoden kamen für mich hauptsächlich zwei in Betracht: 1. die Untersuchung von Schnittserien,

2. die Untersuchung von aufgehellten Präparaten. Die erstere Methode wurde bei Embryonen bis zu 14 Tagen, die letztere bei allen Stadien bis zu 21 Tagen angewandt. Zum Färben der Serienschnitte, für die ich eine Dicke von 15—20 μ wählte, wurde bei den jüngeren Stadien einfache Hämatoxylinfärbung benutzt, bei den älteren Stadien dagegen Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin bzw. Hämatoxylin-Chromotrop.

Es ist nun notwendig, auf das von mir angewandte Aufhellungsverfahren näher einzugehen. Die mir bekannten Verfahren von Lundvall (Anat. Anz., Bd. 25 u. 27), Schultze (Verhandl. der XI. Vers. der Anat. Gesellsch., Gent 1897, S. 3), Krause (Verhandl. der XXIII. Vers. der Anat. Gesellsch., Giessen 1909, S. 133) und das Verfahren von Spalteholz (Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten, 1911) gaben für das Vorknorpel- und Knorpelstadium bei Embryonen bis zum 11. Tag der Bebrütung entweder vollkommen unbrauchbare oder doch nur schlechte Resultate. Ich habe deshalb Versuche mit anderen Flüssigkeiten angestellt und mir schliesslich folgendes Verfahren ausgearbeitet. Die in Pikrin-Schwefelsäure nach Kleinenberg während 24 Stunden fixierten Embryonen wurden in 70%igen Alkohol übergeführt, der so lange gewechselt wurde, bis keine Gelbfärbung desselben mehr eintrat. Dann wurden die Präparate gründlich gewässert und von nun an die Flügel der einfacheren Untersuchung halber abgetrennt und allein weiterbehandelt. Sie kamen zunächst etwa 10 Minuten in Eisessig und wurden dann zur weiteren Aufhellung in eine Flüssigkeit eingelegt, die aus einem Gemisch von gleichen Teilen Glycerin, 95%igem Alkohol und 20%iger Essigsäure bestand. In diesem Aufhellungsgemisch differenzieren sich deutlich Vorknorpel, Knorpel und Knochen gegen das übrige Gewebe ab, Vorknorpel bei schräg durchfallendem Licht, Knorpel und Knochen bei durchfallendem wie auffallendem Licht. Diese Methode wurde bei Embryonen bis

zum 11. Tag mit gutem Erfolge angewandt. Die Präparate liegen jetzt teilweise zwei Jahre in dem Aufhellungsgemisch und haben sich gut konserviert. Zu bemerken ist noch, dass die Flüssigkeit nicht mit Kork verunreinigt sein darf, da sonst eine Schwarzfärbung der Präparate eintritt. Für ältere Stadien als 11 Tage ist scheinbar der Brechungsindex der Flüssigkeit zu gering. Bei diesen älteren Embryonen habe ich mit ganz ausgezeichnetem Erfolge die Methode von Spalteholz angewandt. Es war hierbei allerdings nötig, den Knorpel durch Färbung mit Methylgrün zu differenzieren. Im ganzen gelangten 30 Schnittserien und etwa 120 Aufhellungspräparate zur Untersuchung. Die schematischen Textzeichnungen wurden mit Hilfe des Winkelschen Zeichenapparates angefertigt.

Da ich den Humerus nicht in den Kreis meiner Betrachtungen hineinbezogen habe, so reichen meine Untersuchungen bis zu dem Stadium zurück, wo die ersten Anlagen für Radius und Ulna sich zu differenzieren beginnen. Das Hauptgewicht wurde bei den Beobachtungen auf die Entwickelung des Autopodiums gelegt, da über die Deutung der einzelnen Elemente des Carpus und vor allem der Fingerstrahlen noch keine Einigung erzielt ist. Auf die umfangreiche Literatur, die über die Entwickelung des Vogelflügels im Laufe der Zeit entstanden ist, kann hier natürlich nur kurz eingegangen werden. M. Fürbringer (1902), C. Rabl (1901, 1905), H. Braus (1906) haben u. a. eine ausführliche Besprechung der Literatur gebracht. Ich begnüge mich hier damit, einen kurzen Überblick über den jetzigen Stand der Anschauungen zu geben, soweit sie für meine Untersuchungen in Frage kommen.

Der Carpus der Vögel ist stark reduziert und besteht beim verknöcherten Flügel nur noch aus zwei Knochen, einem radialwärts und einem ulnarwärts gelegenen. Die Frage, welchen Elementen eines ausgebildeten Carpus diese beiden Reste entsprechen, wird nun verschieden beantwortet. Die Auffassung

des radialwärts gelegenen Carpalelementes als Intermedio-Radiale hat wohl am meisten Autoren für sich; ihr haben sich W. K. Parker, Nassonow, Leighton und Sieglbauer angeschlossen. Gegenbaur und A. Rosenberg sehen in ihm ein einfaches Radiale, während E. Norsa es als Ulnare-Intermedium-Centrale-Radiale bezeichnet. Zehnter ist der Ansicht, dass es durch Verschmelzung von Centrale und Radiale entstanden ist. Auch bei der Deutung des ulnarwärts gelegenen Carpalknochens findet man die verschiedensten Meinungen. Während W. K. Parker und Leighton ihn für ein Centralo-Ulnare halten, glauben Gegenbaur, A. Rosenberg und Zehnter ein Intermedio-Ulnare in ihm sehen zu müssen. Eine ganz andere Auffassung vertreten E. Norsa und Sieglbauer, die dieses Element mit Bestimmtheit als Pisiforme erkennen.

Was nun die Deutung der im Vogelflügel ausgebildeten drei rudimentären Fingerstrahlen betrifft, so werden über diesen Gegenstand vornehmlich zwei Ansichten diskutiert. Gegenbaur ist auf Grund seiner Untersuchungen an der Krokodilextremität zu der Überzeugung gekommen, dass die in der vorderen Vogelextremität ausgebildeten drei rudimentären Finger dem ersten, zweiten und dritten Finger einer pentadactylen Hand entsprechen, dass also an der radialen Seite keine Agenesie stattgefunden hat, sondern dass an der ulnaren Seite der vierte und fünfte Finger geschwunden sind. Er setzt demnach den ersten radialen Finger der Vögel dem Daumen der pentadactylen Hand gleich. Dieselbe Ansicht vertreten u. a. E. Rosenberg, W. K. Parker, Huxley, Nassonow. Entgegen dieser Auffassnug kam Owen beim Vergleich der vorderen mit der hinteren Extremität zu dem Schluss, dass die Agenesie gleichmässig den postaxialen und den präaxialen Rand der Extremität betroffen hat, so dass die im Vogelflügel ausgebildeten drei Finger als zweiter, dritter und vierter Finger

einer pentadactylen Hand aufzufassen sind. Hiernach sind also erster und fünfter Finger geschwunden. Zu der Owenschen Zählweise haben sich u. a. E. Norsa, Leighton, Mehnert, Sieglbaur bekannt. Norsa, Mehnert und Sieglbauer kamen hauptsächlich deswegen zu dieser Überzeugung, weil sie einen der Daumenanlage und einen dem fünften Metacarpus entsprechenden Strahl in der vorknorpelig angelegten Hand gefunden haben. Sieglbauer führt in seiner Arbeit noch ein weiteres Argument für die Owensche Auffassung an. In den einleitenden Worten betont er drei Arten von Heterochronie in der Entwickelung der Vogelextremität, derart, dass 1. der postaxiale Rand der Extremität dem präaxialen in der Entwickelung vorauseilt, dass 2. eine Heterochronie in proximodistaler Richtung besteht und 3. die hintere Extremität sich schneller entwickelt als die vordere. Die erste Art der Heterochronie führt er als Argument für die Owensche Zählweise an; der zweiten widerspricht er.

Mit seiner Auffassung isoliert steht Tschan da, der die drei rudimentären Finger dem ersten, zweiten und vierten der pentadactylen Hand gleichstellt. „La comparaison de la main du poulet embryonnaire avec celle de Plesiosaurus établit que les doigts conservés dans la main des oiseaux sont le premier, le deuxième et le quatrième."

Nach diesem kurzen, einleitenden Überblick gehe ich zur Besprechung meiner eigenen Beobachtungen über.

B. Eigene Beobachtungen.

Die ersten Anlagen für Radius und Ulna werden um die Mitte des 5. Tages der Bebrütung deutlich sichtbar. In diesem Stadium der Entwickelung besteht die Flügelanlage aus einem

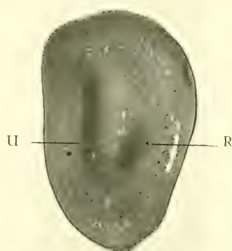


Fig. 1.

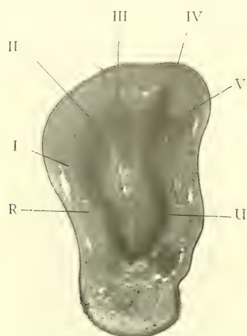


Fig. 2.

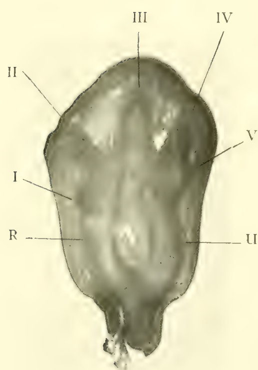


Fig. 3.

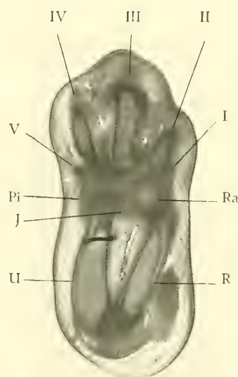


Fig. 4.

Prein.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Königl. Univ.-Druckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

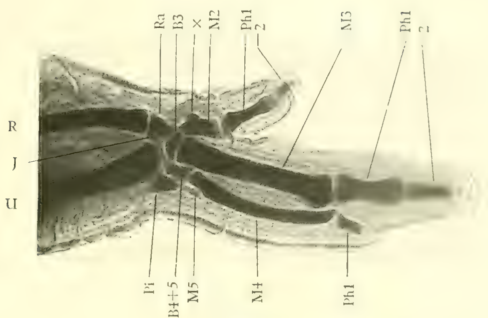


Fig. 5.

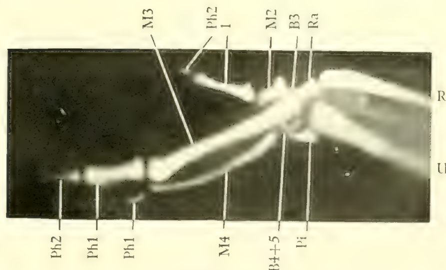


Fig. 6.

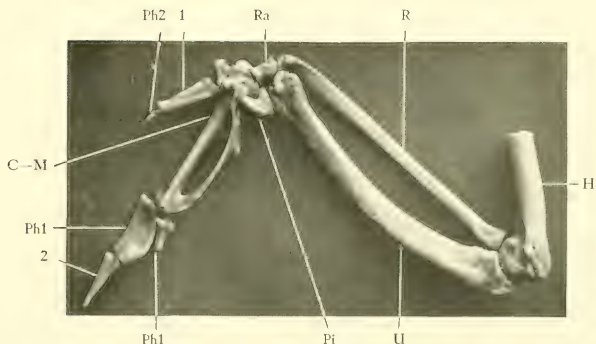
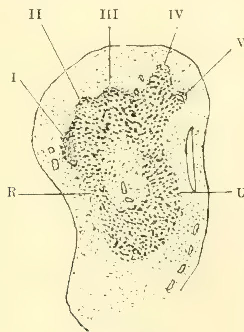


Fig. 7.

Prein.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Königl. Univ.-Druckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

kaudalwärts gebogenen Fortsatz, der an der Stelle, wo sich später das Ellenbogengelenk bildet, gleichzeitig ventralwärts abgebogen ist. Das distale Ende ist schon in diesem Stadium verbreitert, während die ventrale Seite abgeflacht ist, so dass eine Art Paddelform entsteht. Die Länge der Flügelanlage beträgt nach etwa $4^2/_3$tägiger Bebrütung 1,1 mm. Die Breite nimmt von 0,9 mm am proximalen Ende zu bis 1,1 mm an der verbreiterten Platte. Was die histologische Differenzierung



Textfigur 1.

Normales Landhuhn, 5tägig. Rechte vordere Extremität. Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 28mal.

innerhalb dieser Anlage betrifft, so kann man Radius und Ulna bereits als zwei Stäbchen dicht gedrängt stehender Zellen erkennen, die distalwärts divergieren. Auffallend dabei ist, dass die Anlage für die Ulna erheblich länger ist als die des Radius, was wohl mit Recht auf eine frühere Differenzierung der ulnaren Seite schliessen lässt. Figur 1 der Tafel stellt einen Schnitt aus einer Serie vom $4^2/_3$tägigen Embryo dar. Es ist derjenige Schnitt ausgewählt, in dem der Radius in seiner grössten Ausdehnung getroffen ist, und man sieht infolgedessen deutlich die gegenüber dem Radius vorgeschrittenere

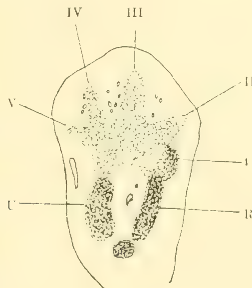
Anlage der Ulna. Dieses Voraneilen der ulnaren Seite bei der Entwickelung bleibt auch noch in den nächsten Stadien bestehen. Bis zum Ende des fünften Tages geht nämlich die Weiterentwickelung folgendermassen vor sich. Die Anlagen von Radius und Ulna verbreitern sich an ihren distalen Enden, so dass hier eine breite Platte verdichteten, embryonalen Gewebes entsteht, wie es in Textfigur 1 dargestellt ist. Von dieser Platte aus, die als erste Anlage des Carpus aufzufassen ist, entwickeln sich nun die Fingerstrahlen. Auch hier überwiegt noch, wie schon bemerkt wurde, die ulnare Seite. Während an der radialen Seite nur undeutlich drei stumpfe Höcker an Stelle der sich später entwickelnden drei ersten Metacarpen zu erkennen sind, sind an der ulnaren Seite die beiden Anlagen des 4. und 5. Metacarpus bereits deutlich in Erscheinung getreten. Vor allem der 4. Metacarpus ist am besten differenziert. Die vorstehenden Verhältnisse werden illustriert durch Textfigur 1 und Figur 2 der Tafel. In histologischer Hinsicht sei noch erwähnt, dass Radius und Ulna sich in ihrem proximalen Teile im Vorknorpelstadium befinden, während alle übrigen Anlagen lediglich als Gewebsverdichtungen bezeichnet werden können.

Flügelanlage bei $5^1/_2$ tägigen Embryonen.

Um die Mitte des sechsten Tages fängt der Flügel an, äusserlich seine drei Abschnitte Oberarm, Unterarm und Hand erkennen zu lassen, indem der Winkel zwischen Ober- und Unterarm schärfer geworden ist und die Handplatte sich weiter verbreitert und abgeflacht hat. Auch sind schon äusserlich bei Lupenvergrösserung drei Strahlen in der Handplatte zu erkennen, die den drei ausgebildeten Fingern der Vogelhand entsprechen. Der mittlere Strahl ist am stärksten, der vordere schwächer als der hintere entwickelt. Die Anlage von Unterarm

und Hand hat in diesem Stadium insgesamt eine Länge von etwa 2 mm.

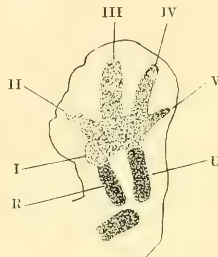
Radius und Ulna beginnen in ihren proximalen Teilen ins Knorpelstadium überzugehen. Während der Radius fast geradlinig verläuft, zeigt die Ulna eine nach aussen konvexe Krümmung (Textfigur 2 u. 3; Figur 3 der Tafel). Zwischen beiden verläuft ein Blutgefäss. Gegen den Humerus hin hängen die Anlagen von Radius und Ulna nahezu zusammen; in distaler Richtung divergieren sie dagegen ziemlich stark und gehen



Textfigur 2.
Normales Landhuhn, 5 ½ tägig. Rechte vordere Extremität. Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 18 mal.

hier in die Anlage des Autopodiums über. Dieses besteht jetzt aus der als Carpusanlage beschriebenen Platte dicht gedrängter Zellen, von der fünf Strahlen ausgehen, die nach ihrer Lage den Fingern der pentadactylen Hand entsprechen und in noch erheblicherer Weise als Radius und Ulna in distaler Richtung sich auseinanderspreizen, so dass die beiden Randstrahlen nahezu einen Winkel von 180° gegeneinander bilden. Der erste, radialwärts gelegene Strahl ist am wenigsten ausgebildet. Er erscheint als stark vorspringender Höcker am Ende der Radiusanlage und setzt sich gegen das embryonale Gewebe durch

stärkere Färbung und erhebliche Verdichtung ab. Weit besser als der radiale ist der ulnare Randstrahl entwickelt, der dem fünften Finger an der pentadactylen Hand entspricht. Seine Länge beträgt etwa die Hälfte derjenigen des am stärksten entwickelten dritten Strahles. Die Richtung, in welcher er verläuft, bildet mit der Achse der Unterarmanlage nahezu einen rechten Winkel. Von den übrigen Strahlen ist der dritte in der Entwickelung am meisten fortgeschritten, hat also den vierten Strahl überholt. Dagegen ist der zweite Strahl schwächer ent-



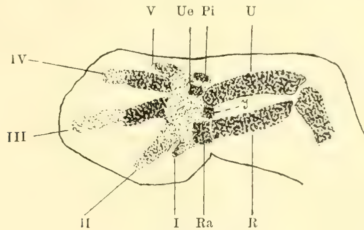
Textfigur 3.

Normales Landhuhn, 5 ½ tägig. Linke vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. Aufhellungspräparat.

wickelt als der vierte. Die Reihenfolge im Grössenverhältnis der einzelnen Strahlen ist also folgende: erster, fünfter, zweiter, vierter, dritter. Diese Folge ist auch in histologischer Hinsicht gewahrt, da der erste Strahl aus verdichtetem, embryonalem Gewebe, der fünfte und zweite aus Vorknorpel bestehen, während beim vierten und dritten Strahl der Übergang zum Knorpelstadium erkennbar ist. Die ulnare Abduktion, die beim ausschlüpfenden Hühnchen etwa 100^0 beträgt, macht sich bereits in diesem Stadium an der Abschwenkung der Handanlage bemerkbar, wenn sie auch erst 12^0 beträgt. Zur Erläuterung dienen die Textfiguren 2 und 3 und Figur 3 der Tafel.

Flügelanlage bei 6tägigen Embryonen.

Am Ende des sechsten Tages haben Unterarm und Handanlage zusammen eine Länge von etwa 3,5 mm. An der radialen Seite ist der Unterarm gegen die Handanlage durch eine tiefe Kerbe abgesetzt, die einer flachen Einbiegung an der ulnaren Seite entspricht (Textfigur 4). Die Handplatte hängt noch vollkommen zusammen und zeigt noch keine Abspaltung des Daumens von der übrigen Anlage. Doch sind bereits entsprechend den drei mittleren Strahlen drei Vorwölbungen an



Textfigur 4.

Normales Landhuhn, 6 tägig. Linke, vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12mal. Aufhellungspräparat.

der Handanlage zu unterscheiden, die diese Abspaltung einleiten.

Was die histologische Differenzierung betrifft, so sind Radius und Ulna in das Knorpelstadium eingetreten und haben sich gegen die Anlage des Carpus abgegrenzt. Die distalen Enden haben sich etwas genähert, stehen aber noch immer um ein Viertel Radiuslänge voneinander entfernt. In der Anlage des Carpus beginnt allmählich die Differenzierung im proximalen Teil. An der radialen Seite ist distal vor dem Radiusende eine Vorknorpelanlage zu erkennen, die nach der Lage nur als Radiale gedeutet werden kann. Es setzt sich schon jetzt mit ziemlich scharfen Grenzen gegen die Umgebung

ab und ist das am besten differenzierte Carpalelement. Zwischen Ulna einerseits und dem vierten und fünften Strahl andererseits ist eine Vorknorpelanlage aufgetreten, die nach ihrer Lage vor dem distalen Ulnaende als ein Ulnare aufgefasst werden muss. Ulnarwärts von dieser Anlage, gleichsam aus dem übrigen Carpus herausgedrängt, findet sich ein ziemlich grosser Vorknorpelkern, den ich nach seiner Lage und nach seiner weiteren Entwickelung für das Pisiforme halte. Diese Anlage ist auch gleichzeitig volar verlagert. Noch ein viertes Carpalelement beginnt sich zwischen den distalen Enden von Radius und Ulna zu differenzieren und ist in der Figur 4 der Tafel deutlich zu sehen. Da dieser Kern zwischen die Enden von Radius und Ulna eingeschoben ist, kann man ihn nur für das Intermedium halten. Die von der Carpusanlage ausgehenden fünf Strahlen sind in ihrer Entwickelung erheblich fortgeschritten. Aus dem an der Stelle des ersten Strahles vorspringenden Höcker hat sich jetzt deutlich ein kleiner Strahl gebildet, wie es aus der Textfigur 4 und aus der Figur 4 der Tafel ersichtlich ist. Die Basis dieses Strahles wird vom Radiale gebildet; seine Richtung entspricht ungefähr der des zweiten Strahles. In wenig älteren Stadien ist dieser vorknorpelig angelegte erste Finger bereits wieder rückgebildet, so dass am Ende des siebenten Tages nichts mehr von ihm zu sehen ist. Der fünfte Strahl hat sich im Verhältnis zu den drei mittleren Strahlen nur wenig weiterentwickelt, befindet sich also in relativer Rückbildung. In histologischer Beziehung ist er auf derselben Stufe, die er um die Mitte des sechsten Tages erreicht hatte, stehen geblieben, während seine Länge noch etwas zugenommen hat. Die drei mittleren Strahlen haben sich dagegen wesentlich weiterentwickelt, sowohl ihrer Grösse als auch ihrer histologischen Differenzierung nach. Bei weitem am stärksten ist wieder der dritte Fingerstrahl entwickelt, hingegen ist der zweite Strahl gegen den vierten zurückgeblieben. Beim zweiten Finger

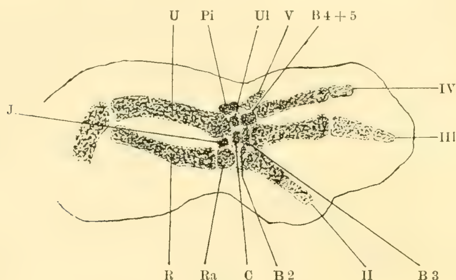
besteht der Fortschritt gegenüber dem vorher beschriebenen Stadium hauptsächlich im Längenwachstum und im Übergang des Gewebes zum Knorpel. Beim dritten und vierten Finger macht sich dagegen schon die Trennung in einen knorpeligen Metacarpus und eine vorknorpelige Phalanx bemerkbar. An der Stelle, wo sich am dritten und vierten Finger die Phalangen absetzen, besteht eine Umbiegung des abgetrennten Endes nach der radialen Seite. Die Spreizung der fünf Fingerstrahlen ist nicht mehr so erheblich als bei $5^1/_2$-tägigen Embryonen; besonders der erste und fünfte Strahl haben sich gegen den zweiten bzw. vierten hin genähert und sind auch gleichzeitig volar verschoben, so dass man nie einen Schnitt bekommt, in dem alle Strahlen gleichmässig in ihrer grössten Ausdehnung getroffen sind.

Flügel bei 7tägigen Embryonen.

Bei Embryonen von sieben Tagen haben Unterarm und Hand eine Länge von etwa 5 mm erreicht. Die ganze Flügelanlage ist schlanker geworden; besonders die Handanlage zeigt eine relative Verschmälerung. Die Trennung der Handanlage in einen ulnaren und radialen Fortsatz — letzterer stellt den sogen. Daumen der Vögel dar — hat bereits eingesetzt, indem sich zwischen dem zweiten und dritten Strahl eine Kerbe bildet, die sich allmählich immer tiefer einschiebt und so den Daumen von der übrigen Anlage der Hand trennt (Textfigur 5 und 6). An der ulnaren Seite hat sich die Vorwölbung, die dem vierten Strahl entspricht, schärfer ausgeprägt. Die ulnare Abduktion, die zuerst nur an den Skeletelementen zu erkennen war, macht sich jetzt auch äusserlich bemerkbar und beträgt bei siebentägigen Embryonen etwa 17°.

Bevor ich auf die Weiterentwickelung in histologischer Beziehung eingehe, schildere ich die Verhältnisse, wie sie sich im

Aufhellungspräparat darbieten (Textfigur 5). Die beiden distalen Enden von Radius und Ulna haben sich weiter genähert, doch beträgt der Abstand noch etwa eine halbe Radiusbreite. Durch dieses Zusammenrücken ihrer beiden Enden bekommen Radius sowohl wie Ulna eine nach aussen konvexe Krümmung, die bei der Ulna stärker ist als beim Radius. Im Carpus sind am Ende des siebten Tages acht verschiedene, deutlich erkennbare Anlagen vorhanden, indem zu den vier erwähnten proximalen eine zentrale und drei distale hinzukommen. Das



Textfigur 5.

Normales Landhuhn, 7 tägig. Linke vordere Extremität von der dorsalen Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. Aufhellungspräparat.

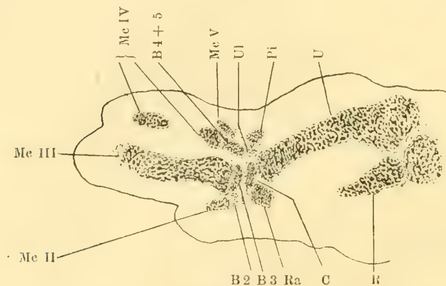
Ulnare hat nicht mehr an Grösse zugenommen, dagegen hat das aussen am Ulnaende gelegene Pisiforme gegen das vorige Stadium wesentliche Fortschritte in der Entwickelung gemacht. Auch das Radiale hat an Grösse zugenommen. Das Intermedium erscheint ein wenig distalwärts verschoben, derart, dass es zwischen dem distalen Ulnaende und dem Radiale zu liegen kommt. Wie schon erwähnt wurde, hat beim siebentägigen Embryo auch bereits im distalen Teil des Carpus die Differenzierung eingesetzt. Zwischen dem Ulnaende und dem vierten und fünften Metacarpus ist eine stabförmige Verdichtung im Gewebe zu erkennen, die ich als Basale 4 + 5 bezeichne, da

sie gleicherweise dem vierten und fünften Metacarpus als Basis dient. Proximalwärts vor den Basen des zweiten und dritten Metacarpus sieht man ebenfalls je eine Verdichtung, die nach ihrer Lage nur als Basalia 2 und 3 zu deuten sind. Zwischen dem Basale 3 und dem Intermedium, also im zentralen Teile des Carpus gelegen, ist schliesslich noch eine kleine Verdichtung erkennbar, die wegen ihrer Lage als ein Centrale angesehen werden muss. Beim gesamten Carpus ist eine Verkürzung in proximo-distaler Richtung eingetreten. Von den fünf Fingerstrahlen ist der erste ganz rückgebildet. In einigen Schnitten sieht man an seiner Stelle nur noch eine geringe Gewebsverdichtung. Der fünfte Strahl ist in der Form und Grösse, die er schon im vorigen Stadium innehatte, bestehen geblieben. Am dritten Strahl haben sich dagegen schon zwei, am vierten eine Phalanx abgesetzt. Die beiden Phalangen des dritten Fingers, weniger die des vierten, sind radialwärts abgebogen. Auch am zweiten Strahl deutet sich eine Phalanx an.

Die Schnittserien bestätigen dieses Bild und ergänzen es vor allem in histologischer Hinsicht. Radius und Ulna zeigen in ihrer ganzen Länge ein Knorpelgewebe, das schon reichlich Intercellularsubstanz gebildet hat. Auch die perichondrale Ossifikation hat bereits an der Diaphysenmitte begonnen, wo schon ein schmaler Knochensaum zu erkennen ist. Schon um die Mitte des siebten Tages lässt sich der erste Anfang der perichondralen Verknöcherung nachweisen. Von den Carpalelementen sind Pisiforme und Radiale ins Knorpelstadium übergegangen, während bei den Basalia 3 und 4 + 5 die Verknorpelung gerade beginnt. Ulnare, Centrale, Intermedium und Basale 2 bestehen nur aus einer Verdichtung des Gewebes und differenzieren sich durch intensivere Färbung mit Hämatoxylin. Die Metacarpalia sind mit allen vorhandenen Phalangen verknorpelt, doch ist das Stadium der Verknorpelung ein verschiedenes. Während das Gewebe der Metacarpalia drei und vier reichlich

hyaline Zwischensubstanz enthält, finden wir sie beim zweiten Metacarpus nur spärlich und beim fünften noch weniger ausgebildet. Beim dritten Metacarpus hat auch die perichondrale Ossifikation bereits eingesetzt; beim vierten machen sich die ersten Anfänge bemerkbar. Von den Phalangen hat die proximale Phalanx des dritten Fingers schon hyaline Zwischensubstanz gebildet, die distale und diejenige des vierten Fingers noch nicht.

Textfigur 6 zeigt einen mittleren Schnitt aus einer Serie



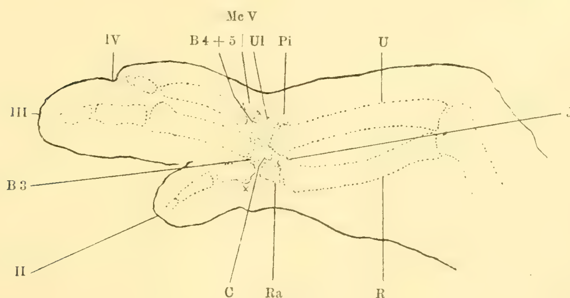
Textfigur 6.

Normales Landhuhn, 7 tägig. Rechte vordere Extremität. Mittlerer Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 20 mal.

vom Flügel eines siebentägigen Embryos. In ihm sind alle Basalia, Centrale und Ulnare ungefähr in ihrer grössten Ausdehnung getroffen, dagegen sind Radiale, Pisiforme und fünfter Metacarpus nur angeschnitten. Diese drei Anlagen sind in den mehr volar gelegenen Schnitten umfangreicher, ebenso das Intermedium, das auf dem abgebildeten Schnitt überhaupt nicht getroffen ist. Hieraus ist also der Schluss zu ziehen, dass Radiale, Pisiforme, Intermedium und fünfter Metacarpus gegen die übrigen Skeletelemente volar verschoben sind.

Flügel bei 8tägigen Embryonen.

Die Länge von Unterarm und Hand beträgt am Ende des achten Tages ungefähr 7 mm. Die Abspaltung des „Daumens" von der übrigen Handanlage ist komplett geworden. Dadurch dass die ursprünglich breite Handplatte mehr und mehr ihre Wachstumsenergie in der Längsrichtung entfaltet, zeigt die Handanlage ein schlankeres Aussehen und nähert sich allmählich ihrer definitiven Form. Die dem vierten Strahl entsprechende,



Textfigur 7.

Normales Landhuhn, 8tägig. Linke vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. × Fortsatz des zweiten Metacarpus für den Ansatz der Sehne des M. extensor metacarpi radialis (Hoffmann). Aufhellungspräparat.

aussen sichtbare Vorwölbung ist mehr an die volare Seite gerückt. An der ulnaren Seite ist die flache Einbiegung in der Höhe des Carpus mit der zunehmenden ulnaren Abduktion schärfer ausgeprägt. Diese hat mit acht Tagen einen Winkel von 25° erreicht (Textfigur 7).

Radius und Ulna zeigen gegen das vorige Stadium nur geringe Veränderungen. Gegen den Humerus haben sie konkave Gelenkflächen gebildet und der Knochensaum ihrer Diaphysen hat sich verbreitert. Der Carpus hat sich in proximo-distaler

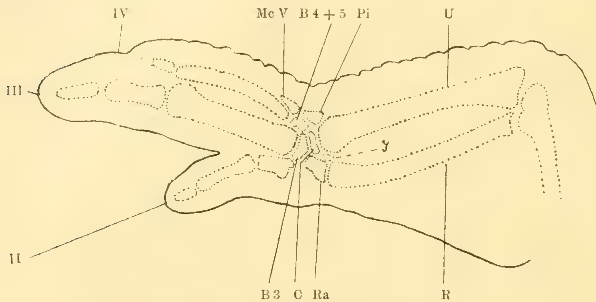
Richtung weiter verschmälert, steht aber, was die Ausbildung seiner Anlagen betrifft, jetzt auf dem Höhepunkt der Entwickelung, da er von nun ab teilweise regressive Wege einschlägt. Das Basale 2 hat sich bereits mit dem zweiten Metacarpus vereinigt. Ich halte diesen Schluss für berechtigt, da der zweite Metacarpus jetzt bis zu der Stelle in den Carpus vorspringt, an der vorher isoliert das Basale 2 gelegen hat. Das Ulnare hat noch wenig an Grösse zugenommen und ist durch die erwähnte Verschmälerung des Carpus in proximo-distaler Richtung und durch die ulnare Abduktion nach aussen zum Teil dorsal auf das Pisiforme gedrängt worden. Die übrigen Carpalelemente haben ihre Lage beibehalten und geben in topographischer Hinsicht dasselbe Bild, wie es im vorigen Stadium beschrieben wurde. Nur das Centrale hat sich nach der ulnaren Seite etwas verlängert. Die histologische Differenzierung ist weiter fortgeschritten. Es muss hier ein Unterschied gemacht werden zwischen den bleibenden Elementen und den wieder verschwindenden Anlagen. Die bleibenden Elemente Radiale, Pisiforme, Basalia 3 und 4 + 5 befinden sich sämtlich im Knorpelstadium, wenn auch das Knorpelgewebe auf verschiedenen Stufen der Entwickelung steht. Radiale und Pisiforme sind nämlich in histologischer Beziehung den beiden Basalia voraus, da ihr Knorpelgewebe schon mehr Intercellularsubstanz gebildet hat. Das Gewebe derjenigen Elemente des Carpus, die wieder rückgebildet oder nicht zu Knochen ausdifferenziert werden, kommen nicht über das Vorknorpelstadium hinaus. In der Ausbildung der Fingerstrahlen sind folgende Fortschritte zu verzeichnen. Am proximalen Ende des zweiten Metacarpus entsteht an der radialen Seite ein kleiner Höcker, der in den späteren Stadien zu einem ziemlich langen Fortsatz auswächst (in Textfigur 7 mit einem × bezeichnet). Auch am dritten Metacarpus bildet sich ein kleiner Vorsprung aus, der an der ulnaren Seite des distalen Endes seinen Sitz hat. Hier

legt sich später der vierte Metacarpus an, um mit dem dritten zu verwachsen. Angedeutet wird dieser Vorgang jetzt schon dadurch, dass das distale Ende des vierten Metacarpus sich nach dem erwähnten Höcker umbiegt, und der Schaft des vierten Metacarpus dadurch eine nach der ulnaren Seite konvexe Krümmung erhält. Der fünfte Metacarpus hat den Höhepunkt seiner Entwickelung überschritten. Er nimmt allmählich an Grösse ab und ist im allgemeinen bei 12 tägigen Embryonen nicht mehr nachzuweisen. An dem dritten und vierten Metacarpus ist die perichondrale Ossifikation weiter fortgeschritten. Am dritten Metacarpus besteht schon ein ziemlich breiter Knochensaum und auch am vierten ist ein schmaler Saum zu erkennen. Am zweiten Finger ist die Abtrennung der Phalanx, die sich im vorigen Stadium andeutete, vollzogen worden; es ist sogar schon die Absetzung einer zweiten Phalanx deutlich zu erkennen. Die beiden Phalangen des dritten Fingers haben gegen das vorige Stadium nur geringe Fortschritte aufzuweisen. Am vierten Finger scheint sich die Abtrennung einer zweiten, vorknorpeligen Phalanx vorzubereiten, doch wird diese nicht komplett. Vielmehr bildet sich diese Phalanx wieder zurück.

Flügel bei 9 tägigen Embryonen.

Die äussere Form des Flügels hat sich bis zum Ende des neunten Tages gegen das vorige Stadium nicht wesentlich verändert. Seine Länge hat um 1,5 mm zugenommen und beträgt etwa 8,5 mm. Der radiale Fortsatz der Handanlage, der den sogen. Daumen, besser gesagt den zweiten Finger, enthält, ist schmäler geworden und von dem ulnaren Fortsatz weiter abgespalten (Textfigur 8). Das in diesem Stadium äusserlich am meisten Auffallende ist das Auftreten der ersten Federanlagen an der ulnaren Seite in Form von flachen Hautpapillen. Die ulnare Abduktion hat einen Winkel von 37^0 erreicht.

Die beiden Anlagen von Radius und Ulna nehmen allmählich ihre definitive Form an. Sie werden in der Mitte schlanker, während ihre Gelenkenden sich verstärken. Ihre Wachstumsenergie entfaltet sich von jetzt ab hauptsächlich in der Längsrichtung. Die beiden distalen Enden rücken weiter zusammen und drängen das Intermedium gegen das Radiale. Der Knochensaum der Diaphysen hat erheblich an Stärke zugenommen. Von den Anlagen des Carpus ist das Ulnare vollkommen geschwunden. Dass es sich mit dem Pisiforme ver-

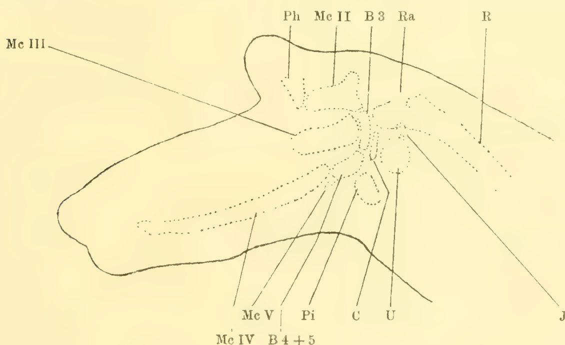


Textfigur 8.

Normales Landhuhn, 9 tägig. Linke vordere Extremität von der radio-volaren Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. Aufhellungspräparat.

schmolzen hat, ist nicht anzunehmen, da das Pisiforme von jetzt ab als kegelförmiger Knorpel sich darbietet, dessen Basis proximalwärts und dessen Spitze distalwärts gerichtet ist, sich also nach der Seite hin verjüngt, an welcher früher das Ulnare gelegen hat. Das Centrale hat sich radialwärts und ulnarwärts verlängert, doch ist seine Struktur immer noch prochondral. Auch das Intermedium bleibt zunächst noch auf vorknorpeliger Stufe stehen und vereinigt sich in den nächstbeschriebenen Stadien mit dem Radiale. Es hat seine Form und Lage etwas geändert, indem es durch das Zusammenrücken der distalen

Enden von Radius und Ulna mehr distal verschoben und gleichsam plattgedrückt ist. Von den übrigen Carpalanlagen muss noch das Basale 4 + 5 erwähnt werden. Dieses bildet an seinem distalen Ende einen Fortsatz, der sich gegen den dritten Metacarpus hin erstreckt und ihn in späteren Stadien an der volaren Seite umgreift. Was die histologische Differenzierung der bleibenden Carpalelemente betrifft, so ist gegen das vorige Stadium nur ein geringer Fortschritt wahrzunehmen. Sie be-



Textfigur 9.
Normales Landhuhn, 9 tägig. Mittlerer Schnitt aus einer Serie. Vergrösserung 20 mal.

stehen noch alle aus Knorpelgewebe, das beim Radiale und Pisiforme schon etwas mehr hyaline Zwischensubstanz gebildet hat als beim Basale 3 und 4 + 5.

Auch die Metacarpalia mit ihren Phalangen müssen noch verschiedener Punkte wegen Erwähnung finden. Das distale Ende des zweiten Metacarpus beginnt, sich dem dritten Metacarpus zu nähern. Diese Annäherung nimmt ständig zu, so dass schliesslich der zweite Metacarpus in eine scharfe Winkelstellung zu seinen Phalangen gerät. Der Fortsatz am proximalen Ende des zweiten Metacarpus ist radialwärts in die

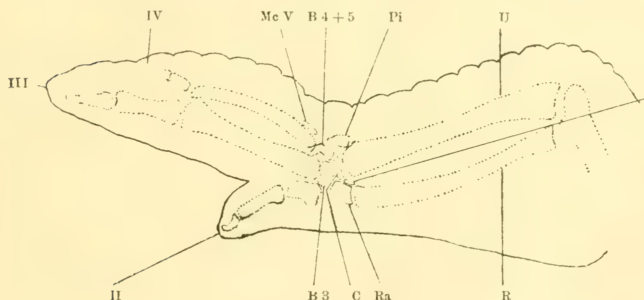
Länge gewachsen. Die Anlehnung des distalen Endes des vierten Metacarpus an die Protuberanz des dritten hat weiter zugenommen, wird aber in diesem Stadium noch nicht vollzogen. Am zweiten Finger hat sich jetzt die zweite Phalanx vollkommen abgesetzt. An den Grundphalangen des zweiten und dritten Fingers beginnt an den Diaphysen die perichondrale Ossifikation. Auffallend hierbei ist, dass am zweiten Finger die Verknöcherung an der Phalanx viel früher einsetzt als an dem dazu gehörigen Metacarpus. Vorstehend beschriebene Verhältnisse veranschaulichen die Textfiguren 8 und 9. Zu dem Schnitt, den Textfigur 9 darstellt, muss noch bemerkt werden, dass Ulnakopf, Pisiforme und Metacarpus 5 nur angeschnitten sind.

Flügel bei 10tägigen Embryonen.

Während der Flügel in der Breite nur wenig zugenommen hat, ist seine Wachstumsenergie in der Längsrichtung dauernd gleich stark. Am Ende des 10. Tages misst er in der Länge 10 mm. Die Anlagen der Federn sind grösser geworden, bestehen aber noch aus flachen Cutispapillen. Die dem vierten Finger entsprechende, äusserlich sichtbare Vorwölbung ist vollkommen auf die volare Seite gerückt, so dass sie bei dorsaler oder volarer Betrachtung des Flügels am Umriss nicht mehr sichtbar ist. Die ulnare Abduktion hat sich gegen das vorige Stadium um 8° erhöht und beträgt somit 45°.

Bei der Skeletentwickelung fällt eine merkliche Verlangsamung der Entfaltung gegenüber den bisher beobachteten Stadien auf (Textfigur 10 und Figur 5 der Tafel). Nur die sich rückbildenden Elemente machen auf ihrem regressiven Wege wesentlichere Fortschritte. Das Intermedium hat sich an die ulnare Seite des Radiale angelegt und verwächst mit ihm. In der Photographie des Aufhellungspräparates ist es noch undeut-

lich als selbständiges Centrum zu erkennen, das dicht an das Radiale angedrängt ist. Das Gewebe des Centrale wird bindegewebig, zieht als fibröser Strang von der ulnaren Seite des Radiale zwischen Basale 3 und Ulnakopf hindurch zum Basale 4 + 5 und Pisiforme und wandelt sich so allmählich zum Ligamentum carpi internum um. Der fünfte Metacarpus wird immer kleiner und ist im allgemeinen in dem nächstbeschriebenen Stadium vollkommen rückgebildet. An der zweiten Phalanx des zweiten Fingers ist eine auffallende Krümmung eingetreten,



Textfigur 10.

Normales Landhuhn, 10 tägig. Rechte vordere Extremität von der dorso-ulnaren Seite gesehen. Vergrösserung 12 mal. Aufhellungspräparat.

die in manchen Fällen schon mit dem neunten Tage einsetzt. Am dritten Finger deutet sich die Abtrennung einer dritten Phalanx an, welche aber nicht ausgebildet wird, sondern im nächsten Stadium wieder verschwunden ist. Die perichondrale Ossifikation hat weitere Fortschritte gemacht und beginnt jetzt auch bei der zweiten Phalanx des dritten Fingers.

Was an den Aufhellungspräparaten von 10 tägigen Flügeln noch besondere Beachtung verdient, ist die überaus klare Topographie der einzelnen Skeletelemente gegeneinander bei auffallendem Licht. Schon bei makroskopischer, besser noch bei

Lupenbetrachtung lassen sich, wenn man zunächst die Stellung der Hand gegen den Unterarm ins Auge fasst, drei deutliche Unterschiede erkennen: 1. die bereits erwähnte ulnare Abduktion, 2. eine weniger ausgeprägte Beugung in der Gegend des Carpus, 3. eine ziemlich beträchtliche Torsion. Durch die ulnare Abduktion wird der Carpus an der ulnaren Seite stark eingeengt, so dass das in diesem Stadium noch kegelförmige Pisiforme zum grossen Teil auf die volare, äussere Seite des Ulnakopfes verschoben wird. Dagegen hat das Intermedio-Radiale einen ausgedehnten Raum zu seiner Entwickelung frei. Es passt sich auch diesem ihm zur Verfügung stehenden Raum in der äusseren Form an, indem es sich an der radialen Seite stärker entwickelt, während es nach der ulnaren Seite hin an Breite abnimmt, da ja der Carpus hier mehr eingeengt ist. Die Beugung im Handgelenk ist wohl allein der Beengung in der Eischale zuzuschreiben, da sie mit dem weiteren Wachstum des Flügels zunimmt, aber beim ausgeschlüpften Hühnchen fast vollkommen zurückgeht. Die Torsion im Handgelenk bleibt dagegen auch beim erwachsenen Tiere bestehen. Sie hat so stattgefunden, dass sich die Metacarpalia 2 und 4 mit ihren Phalangen und dem Basale 4 + 5 um den dritten Metacarpus gedreht haben, derart, dass der zweite Metacarpus mehr dorsal, der vierte mehr volar gerückt ist. Diese Drehung ist sehr deutlich und betrifft besonders den vierten Metacarpus mit seinem Basale und seiner Phalanx, so dass er bei rein volarer Betrachtung mit seinem Basale und seinen beiden Enden teilweise den dritten Metacarpus deckt. Dem entspricht auch die bereits erwähnte Tatsache, dass die der Spitze des vierten Fingers entsprechende, äusserlich am Flügel sichtbare Vorwölbung ganz an die volare Seite gerückt ist.

Aus dieser Beschreibung der topographischen Beziehungen geht hervor, dass man, um sämtliche Skeletelemente möglichst nebeneinander auf eine Fläche projizieren zu können, nur die

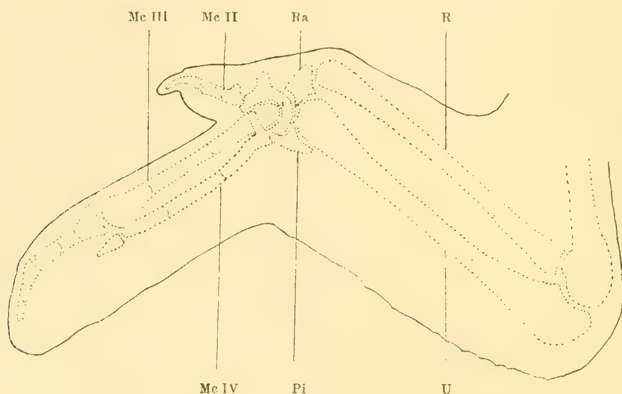
Richtung von dorso-ulnar nach radio-volar oder umgekehrt wählen kann. Nach den vorstehenden Ausführungen bestehen am Ende des 10. Tages Unterarm und Hand noch aus 15 einzelnen Elementen, nämlich Radius, Ulna, Intermedio-Radiale, Pisiforme, 2 Basalia, 4 Metacarpalia und 5 Phalangen, die alle noch keine Verwachsungen untereinander erkennen lassen.

Flügel bei 12tägigen Embryonen.

In diesem Stadium haben Unterarm und Hand eine Länge von 16 mm erreicht. Die Federanlagen sind jetzt am ganzen Flügel vorhanden, sind aber an der ulnaren Seite stärker als an der radialen, an der dorsalen stärker als an der volaren entwickelt. Besonders an der ulnaren Seite der ganzen Flügelanlage wie der des Daumens sind die anfänglich bestehenden Cutispapillen zu langen Fäden ausgewachsen. An der Endphalanx des zweiten Fingers ist eine Kralle zur Entwickelung gekommen, die mit dem 11. Tage erscheint und am 12. Tage in ausgeprägter Weise hervortritt. An der Spitze des ulnaren Teiles der Hand kann ich kein Gebilde erkennen, das als Kralle gedeutet werden könnte. Die ulnare Abduktion beträgt gegen Ende des 12. Tages etwa 55^0.

Die Diaphysen von Radius und Ulna sind von starken Knochenhülsen umgeben. In der Mitte hat die perichondrale Ossifikation die Knorpelsubstanz vollkommen durchbrochen, so dass es hier schon zur Bildung ausgedehnter Markräume gekommen ist. Die proximale Reihe der Carpalelemente besteht in diesem Stadium nur noch aus dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme. Das Intermedio-Radiale besitzt drei konkave Gelenkflächen: an der proximalen Seite für den Radiuskopf, an der distalen für den Basalteil des Carpo-Metacarpus, an der ulnaren Seite für den radialwärts gelegenen Teil der Gelenkfläche des Ulnakopfes. An der radialen Seite des Intermedio-

Radiale liegt ein bindegewebiges Sesambein, das am 8.—9. Tage der embryonalen Entwickelung erscheint und nach der Angabe von Sieglbauer in die Sehne des Musculus propatagialis longus eingeschlossen liegt. Das Pisiforme, das noch mit dem 10. Tage der Entwickelung einem Kegel glich, hat im zwölftägigen Stadium angefangen, zwei Fortsätze zu bilden. Der eine setzt sich in distaler Richtung fort und schiebt sich



Textfigur 11.

Normales Landhuhn, 14tägig. Rechte vordere Extremität von der radio-volaren Seite gesehen. Vergrösserung 7mal. Aufhellungspräparat.

volar über das Basale 4 + 5 hinweg; der andere schiebt sich zwischen Ulnakopf und Basale 3 und 4 + 5 in das Gelenk vor. Berücksichtigt man hierbei die Torsion, so ist es klar, dass das Basale 4 + 5 von den beiden Fortsätzen des Pisiforme umgriffen wird, wie es aus Textfigur 11 ersichtlich ist. An Gelenkflächen hat das Pisiforme zwei. Mit der einen artikuliert es proximalwärts in breiter Fläche mit dem äusseren, distalen Teile der Gelenkfläche des Ulnakopfes; die zweite wird durch die Incisur zwischen den beiden Fortsätzen gebildet und arti-

kuliert mit dem Basale 4 + 5. Pisiforme und Intermedio-Radiale, die beide noch keine Ossifikation erkennen lassen, werden durch das bindegewebige, aus dem Centrale hervorgegangene Ligamentum carpi internum verbunden, das von der distalen und ulnaren Gelenkfläche des Intermedio-Radiale ausgeht und, Ulna und Carpo-Metacarpus voneinander trennend, an dem Gelenkfortsatz des Pisiforme sich anheftet. Es ist in erheblichem Masse an der Bildung der Gelenkflächen beteiligt und vertritt wohl die Stelle eines Meniscus. Die Carpalelemente der distalen Reihe, die am Ende des 10. Tages noch aus zwei selbständigen Knorpelstücken bestanden, den Basalia 3 und 4 + 5, treten von da ab in immer enger werdende Beziehung zueinander und zum Metacarpus. Schon im Laufe des 11. Tages tritt eine Verwachsung des Basale 3 mit dem Metacarpus 2 ein, so dass das Knorpelgewebe des einen kontinuierlich in das des anderen übergeht. Im Laufe des 12. Tages folgt dann die Verwachsung des Basale 3 mit dem Basale 4 + 5. Auch die Verbindung der Basalia mit dem dritten und vierten Metacarpus wird am Ende des 12. Tages eingeleitet, da zwischen dem vierten Metacarpus und dem Basale 4 + 5 bereits eine Brücke jungen Knorpelgewebes besteht. Basale 3 und dritter Metacarpus sind dagegen noch vollständig durch Bindegewebe voneinander getrennt. Der Fortsatz des Basale 4 + 5 ist an der volaren Seite ganz über den dritten Metacarpus hinweggewachsen. Die Metacarpalia sind noch fast ganz durch Bindegewebsschichten voneinander isoliert; nur zwischen den distalen Enden des dritten und vierten Metacarpus besteht schon eine schmale Knorpelbrücke. Der zweite Metacarpus besteht noch immer aus reinem Knorpelgewebe und zeigt noch keine Ossifikation. Dagegen ist diese bei dem dritten Metacarpus soweit fortgeschritten, dass der mittlere Teil der Diaphyse bereits total verknöchert und mit Knochenmark erfüllt ist. Bei dem vierten Metacarpus hat sich gleichfalls schon ein kleiner Markraum gebildet. Was

die Phalangen betrifft, so ist zunächst zu erwähnen, dass die bisher etwas radialwärts abgebogenen Phalangen des dritten Fingers sich von jetzt ab nach der ulnaren Seite umbiegen. Dies betrifft besonders die zweite Phalanx. Am zweiten Finger hat sich die erste Phalanx mit einem breiten Knochensaum umgeben; die zweite Phalanx zeigt noch keine Ossifikation. An ihr hat sich, wie ich bereits erwähnt habe, eine Kralle ausgebildet, die in Gestalt einer hohen Hornkappe der Phalanx aufgesetzt ist. Am dritten Finger hat die perichondrale Ossifikation in der Diaphyse der ersten Phalanx die Knorpelsubstanz durchbrochen; bei der zweiten Phalanx besteht auch bereits eine dünne Knochenhülse. An der Phalanx des vierten Fingers hat die Ossifikation noch nicht eingesetzt.

Zur Illustrierung dieses Stadiums habe ich einen Flügel von einem 14 tägigen Embryo gewählt, da er im wesentlichen dasselbe Bild bietet, aber alles klarer und übersichtlicher zeigt. Die wenigen Unterschiede gegen das 12 tägige Stadium sind der Fortschritt in der Ossifikation, in der weiteren Verwachsung der Basalia 3 und 4 + 5 mit dem zweiten und vierten Metacarpus und im allgemeinen Wachstum. Die in der Figur 11 eingezeichneten feinen Linien geben die Knorpelknochengrenze der langen Röhrenknochen an, wie sie im Aufhellungspräparat durch Färbung mit Methylgrün markiert sind.

Zum Verständnis der weiteren Entwickelung des Flügels genügt es, sich die definitive Gestaltung desselben vor Augen zu führen. Figur 7 der Tafel zeigt die Photographie eines Skeletes vom Flügel eines normalen, etwa zweijährigen Landhuhnes in $^5/_7$ der natürlichen Grösse. Wir sehen, dass die Länge des ausgewachsenen Flügels durchschnittlich 14 bis 15 cm beträgt. Der Radius ist schwächer entwickelt als die Ulna, was sich sowohl auf die Länge als auch auf die Dicke bezieht. Beide zeigen eine leichte, noch volar konkave Biegung und artikulieren miteinander an den proximalen und distalen

Enden. Gegen den Humerus hin bilden beide konkave, gegen den Carpus hin konvexe Gelenkflächen. Ausser der volar konkaven Biegung weist der Radius noch eine ganz schwache radialwärts konvexe, die Ulna eine stärkere ulnarwärts konvexe Krümmung auf. An der Bildung des Handgelenks sind beide Unterarmknochen beteiligt; es überwiegt dabei aber bei weitem der Ulnakopf, der eine umfangreiche, sattelförmige Gelenkfläche für die Verbindung mit dem distalen Radiuskopf, dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme trägt. Dieser Sattel bildet eine einheitliche Gelenkfläche, die an der radialen Seite des Ulnakopfes beginnt, über die distale Fläche desselben hinwegzieht und an der ulnaren Seite endet. Der Radiuskopf artikuliert nur mit dem Ulnakopf und dem Radiale. An Hand der Photographie sind diese Verhältnisse leicht zu erkennen.

Der Carpus besteht nur noch aus dem Intermedio-Radiale und dem Pisiforme. Besonders letzteres nimmt wesentlichen Anteil an der Bildung des Handgelenkes, indem sich der Gelenkfortsatz bedeutend verstärkt hat und Ulnakopf und Carpo-Metacarpus vollkommen voneinander trennt. Durch die beiden Fortsätze des Pisiforme wird eine konkave Gelenkfläche gebildet, in der der Basalteil des Carpo-Metacarpus schleift. Die Form des Pisiforme bezeichnet man am besten als kommaförmig. Das Intermedio-Radiale hat seine im vorigen Stadium beschriebene Lage und Form beibehalten. Es ist von dichten Knorpelmassen umgeben und füllt den Raum zwischen Radiuskopf und Basalteil des Carpo-Metacarpus aus. Die Gelenkflächen und das Pisiforme und Intermedio-Radiale verbindende Ligament wurden bereits eingehend erwähnt. Das Bemerkenswerteste des Endstadiums der Entwickelung ist die vollkommen gewordene Ausbildung des Carpo-Metacarpus, der ja durch Verwachsung des zweiten, dritten und vierten Metacarpus und der Basalia 2, 3 und 4 + 5 entstanden ist. Wie diese allmähliche Verschmelzung zustande kommt, dürfte an der Hand der

Photographien 5—7 und der Textfiguren 8—11 verständlich sein. Alle sechs genannten Skeletelemente bilden jetzt einen einzigen Knochen, an dem einigermassen deutlich nur noch Metacarpus 3 und 4 zu unterscheiden sind. Am proximalen Ende des Carpo-Metacarpus markieren sich auch noch die früher erwähnten Fortsätze des zweiten Metacarpus und des Basale 4 + 5; letzterer besteht nur noch aus einer in einen kleinen Höcker auslaufenden Leiste an der volaren Seite. Die Zahl der Phalangen beträgt im definitiven Stadium am zweiten Finger zwei, am dritten zwei und am vierten eins. Von ihnen trägt nur die Endphalanx des zweiten Fingers eine Kralle.

C. Zusammenfassung der Beobachtungen mit Berücksichtigung der Literatur.

Um sich einen klaren Überblick über die Hauptmomente der Untersuchungen zu verschaffen und um dieselben richtig bewerten zu können, ist es notwendig, die gemachten Beobachtungen in bezug auf die einzelnen Skeletabschnitte kurz zusammenzufassen und mit den Anschauungen anderer Autoren zu vergleichen.

Zeugopodium. Wir sahen, dass die erste Anlage des Zeugopodiums um die Mitte des fünften Tages in Form von zwei Säulen verdichteten, embryonalen Gewebes auftritt und dass in den ersten Stadien der Entwickelung die ulnare Seite zeitlich voraus ist. Dieser Unterschied ist aber schon mit $5^1/_2$ Tagen ausgeglichen, so dass von da ab die histologische Entwickelung bei Radius und Ulna gleichmässig fortschreitet. Nachdem um die Mitte des sechsten Tages bei beiden der Übergang zum Knorpelstadium stattgefunden hat, beginnt um

die Mitte des siebenten Tages die perichondrale Ossifikation, die mit 12 Tagen soweit fortgeschritten ist, dass weite Markräume entstanden sind. Für das prochondrale Stadium des Zeugopodiums finden wir also die von S i e g l b a u e r angegebene erste Art der Heterochronie bestätigt, die sich in einem Vorauseilen des postaxialen Randes der Extremität gegen den präaxialen kundgibt.

B a s i p o d i u m. Auf die Entwickelung des Basipodiums muss ich etwas ausführlicher eingehen, da sich hier noch die verschiedensten Ansichten gegenüberstehen. Nach meinen eigenen Untersuchungen geht dieselbe in folgender Weise vor sich. Nachdem Radius und Ulna am Ende des fünften Tages vorknorpelig angelegt sind, verbreitern sich ihre beiden distalen Enden zu einer gemeinsamen Platte verdichteten, embryonalen Gewebes von gleichmässiger Struktur, die auch mit $5^3/_4$ Tagen noch keine isolierten Zentrierungen erkennen lässt, obwohl zu dieser Zeit im dritten und vierten Fingerstrahl bereits hyaliner Knorpel nachweisbar ist. Erst mit sechs Tagen treten in dieser breiten Platte die vier proximalen Verdichtungen auf, die ich als Radiale, Pisiforme, Ulnare und Intermedium beschrieben habe. Dass diese Zentren so zu deuten sind, ist im wesentlichen aus ihrer Lage zueinander und zu den distalen Enden von Radius und Ulna abzuleiten. Das Genauere ist bei der Beschreibung der Lage in den einzelnen Stadien der Entwickelung nachzulesen. Bei siebentägigen Embryonen treten zu den vier proximalen eine zentrale und drei distale Anlagen hinzu. Da die zentrale in der Mitte des Carpus und der anderen Carpalelemente gelegen ist, habe ich sie für das Centrale erklärt, während sich die drei distalen Anlagen durch ihre Beziehungen zu den Metacarpen als zweites, drittes und viertes Basale dokumentieren. Da letzteres auch dem fünften Metacarpus als Basis dient, habe ich es als Basale 4 + 5 bezeichnet. Für die rudimentären Randstrahlen werden demnach keine

eigenen Basalia mehr angelegt. In histologischer Hinsicht sind Radiale und Pisiforme mit sieben Tagen verknorpelt, während bei den Basalia 3 und 4 + 5 die Chondrifikation gerade beginnt. Die übrigen Anlagen, Ulnare, Centrale, Intermedium und Basale 2 sind als Gewebsverdichtungen anzusprechen. Die Umrisse sind zwar etwas undeutlich, aber doch zur Abgrenzung genügend erkennbar und in den Textfiguren der Deutlichkeit halber als scharf wiedergegeben. Von den acht in diesem Stadium bestehenden Carpalelementen kann nur das Pisiforme als isoliert bleibendes Skeletstück bezeichnet werden, während die übrigen bei der weiteren Entwickelung teils untereinander oder mit den Metacarpen verschmelzen, teils bindegewebig oder gar ganz rückgebildet werden. Das am flüchtigsten auftretende Carpalelement ist entschieden das Basale 2, das schon bei achttägigen Embryonen mit dem zweiten Metacarpus verwachsen ist. Diesem Umstande messe ich noch besondere Bedeutung zu, wie wir später sehen werden. Übrigens sei noch bemerkt, dass diejenigen Carpalelemente, die nie zu Knochen ausdifferenziert werden, nicht über das Vorknorpelstadium hinauskommen. Verfolgen wir nämlich diese Elemente weiter, so sehen wir, dass das Centrale allmählich bindegewebig wird und sich bei ungefähr 10 tägigen Embryonen zum Ligamentum carpi internum umbildet. Das Ulnare verschwindet schon mit dem neunten Tage vollkommen, während sich das Intermedium noch bis zum zehnten Tage vorknorpelig erhält, dann aber im Radiale aufgeht. Interessant ist von den beiden bleibenden, proximalen Carpalstücken das Verhalten des Pisiforme. Zuerst finden wir es ganz ulnarwärts, beinahe ausserhalb des Carpus gelegen, aber auch da schon volar verschoben. Dann rückt es mit dem Verschwinden des Ulnare mehr und mehr gegen den Carpus vor, bis es schliesslich nach Ausbildung seiner beiden Fortsätze zum wichtigsten der beiden isoliert bleibenden Handwurzelknochen wird. Das Radiale, das seine ursprüngliche

Lage vor dem distalen Radiusende im wesentlichen beibehält, nimmt, wie schon erwähnt wurde, das Intermedium auf, so dass wir es als Intermedio-Radiale zu bezeichnen haben. Die distale Reihe der Carpalelemente verwächst vollkommen mit den drei bleibenden Metacarpalia zum Carpo-Metacarpus. Diese Verschmelzung beginnt im Laufe des achten Tages mit der Vereinigung des Basale 2 mit dem zweiten Metacarpus; dann folgt im Laufe des 11. Tages die Verwachsung des Basale 3 mit dem zweiten Metacarpus, am 12. Tage diejenige des Basale 3 mit dem Basale 4 + 5 und der Anfang der Vereinigung des Basale 4 + 5 mit dem vierten Metacarpus. In den letzten zur Untersuchung gelangten Serienschnitten von Flügeln 14 tägiger Embryonen bestehen alle später ossifizierenden Carpalelemente (Intermedio-Radiale, Pisiforme, Basalia 3 und 4 + 5) noch aus hyalinem Knorpelgewebe.

Vergleiche ich diesen Entwickelungsgang des Carpus mit den Beobachtungen anderer Autoren, so finde ich keinen, mit dem sich meine Ergebnisse vollkommen decken. In bezug auf die beiden zur vollen Ausbildung gelangenden Carpalelemente stimme ich im wesentlichen mit der Auffassung von Sieglbauer überein, der bei seinen Untersuchungen bei der Ente und beim Pinguin ganz ähnliche Verhältnisse gefunden und deshalb auch die bleibenden Handwurzelknochen als Intermedio-Radiale und Pisiforme gedeutet hat. Auch W. K. Parker hat schon in dem radialen Carpalelement ein Intermedio-Radiale erkannt, da er die beiden Bestandteile bei Gallus, Falco tinunculus und Opisthocomus gesehen hat. Zu derselben Auffassung sind Leighton und Nassonow gekommen, ersterer durch seine Beobachtungen an Sterna Wilsoni, letzterer durch seine Untersuchungen am Straussenflügel. Die Auffassung von Gegenbaur und Rosenberg, die in dem radialen Handwurzelknochen ein einfaches Radiale sehen, kann ich nach den durch meine Untersuchungen bestätigten Beobachtungen

von Parker, Leighton, Nassonow und Sieglbauer nicht teilen. Zehnter erblickt in ihm eine Verschmelzung von Radiale und Centrale und leitet so zu der extremsten Deutung über, zu der E. Norsa durch ihre Untersuchungen bei Gallus dom., Numida meleagris, Meleagris gallopavo, Phasianus torquatus, Anas boschas dom., Anser cinereus, Columba livia dom. geführt worden ist. „Le mode de développement de la pièce radiale qui occupe d'emblée tout l'espace qui lui est destiné, nous fait préférer la première hypothèse et admettre que cet os, qui occupe la place normale de l'intermédiaire et du central et s'avance sur la face distale du radius et du cubitus, représente un ulnaire-intermedium-central-radial." Demgegenüber muss ich bemerken, dass der radiale Handwurzelknochen erst nach dem 10. Tage an die von Norsa bezeichnete Stelle rückt, also zu einer Zeit, wo das Ulnare längst rückgebildet und das Centrale schon bindegewebig geworden ist. Es ist hier hinzuzufügen, dass Norsa zwei Centralia unterscheidet, indem sie den als Radiale beschriebenen Knorpelkern als Centrale 1 bezeichnet und das eigentliche Radiale zwischen dem distalen Radiusende und diesem Centrale 1 zu finden glaubt. Ich habe an dieser Stelle kein besonderes Knorpelcentrum sehen können und muss deshalb bei meiner Auffassung beharren.

In der Deutung des ulnaren Carpalelementes als Pisiforme kann ich mich nach meinen Beobachtungen den Ausführungen von E. Norsa und Sieglbauer anschliessen. Alle übrigen Autoren, wie Gegenbaur, Rosenberg, Parker, Leighton, Zehnter, sehen als Hauptbestandteil dieses Elementes das Ulnare an, das nach der Ansicht von Parker und Leighton mit dem Centrale, nach derjenigen von Gegenbaur, Rosenberg und Zehnter mit dem Intermedium verschmolzen sein soll. Dass das Ulnare nicht den Hauptbestandteil des ulnaren Handwurzelknochens ausmacht, glaube ich nach meinen Beobachtungen im Verein mit Sieglbauer mit

Bestimmtheit behaupten zu können, da ja das Knorpelcentrum für dieses Element ulnarwärts und volar verschoben von der Anlage des eigentlichen Ulnare, also an der für die Lage des Pisiforme typischen Stelle auftritt. Die Frage, ob nun das Pisiforme allein an seiner Bildung beteiligt ist oder ob etwa ein Rest des Ulnare mit dem weit stärker ausgebildeten Pisiforme verschmilzt, ist schon schwieriger zu beantworten. Wie ich schon bei der Besprechung des neuntägigen Flügels ausführte, neige ich der Ansicht zu, dass das Pisiforme isoliert bleibt, da es ja in jenem Stadium gerade nach der Seite zugespitzt ist, an der vorher das Ulnare gelegen hat. Auch Sieglbauer scheint dieser Auffassung zu sein, da er bei der Beschreibung des letzten, 15 tägigen Stadiums das Ulnare mit folgenden Worten erwähnt: „Das Ulnare ist an der dorsalen Seite des Pisiforme in dessen Perichondrium als eine ganz unbedeutende helle Stelle vielleicht noch zu erkennen.“ Bei der Zusammenfassung sagt er dann noch klar und deutlich, „dass das Ulnare während der Entwickelung rückgebildet wird und damit die bleibenden beiden Handwurzelknochen der Vögel als Intermedioradiale und Pisiforme aufzufassen sind“. E. Norsa, die als erste den ulnaren Handwurzelknochen der Vögel als Pisiforme gedeutet hat, begründet ihre Ansicht in folgender Weise: „L'ébauche embryonnaire de la pièce ulnaire du carpe se trouve, dès sa formation, non pas sur la face distale du cubitus, mais vers la face palmaire de la main et ulnaire du cubitus. Cette position est caractéristique pour le pisiforme dans toutes les classes des Vertébrés. Le pisiforme doit être regardé comme un élément typique du carpe de tous les vertébrés terrestres, qui ne manque même pas chez les Amphibiens, comme Emery l'a demontré pour les Anoures.“

Über die distale Reihe der Carpalelemente, den Basalia 2, 3 und 4 + 5, die miteinander und den Metacarpalia verschmelzen, sind die Ansichten weniger geteilt. Sofern sie über-

haupt gesehen worden sind, sind sie auch in gleicher Weise gedeutet worden. Rosenberg hat 2, Parker, Norsa, Sieglbauer haben mit mir 3 separate Carpalia distalia gefunden. Wenn H. Braus in bezug auf den Carpus der Vögel angibt: „es sind noch keine knorpeligen Carpalia distalia gefunden worden", so wird diese Lücke durch meine Beobachtungen und diejenigen Sieglbauers ausgefüllt. Während des Vorknorpelstadiums habe ich drei, während des Knorpelstadiums mit Bestimmtheit zwei getrennte hyaline Knorpelstücke in der distalen Reihe feststellen können. Norsa macht in dem mir zur Verfügung stehenden Resumé ihrer Arbeit keine näheren Angaben über die gewebliche Fortbildung der distalen Carpalia und auch Parker geht auf die histologische Struktur der ersten Stadien nicht genauer ein, obwohl er Zahl, Lage und Grösse eingehend beschreibt. Was noch den Fortsatz am distalen Ende des Basale 4 + 5 betrifft, so finde ich bei Parker an seiner Stelle vom 10. Tage an ein isoliertes Knorpelcentrum gezeichnet, das er als erstes distales Carpale, also als Basale 1 deutet. Diese Auffassung ist irrig, da an meinen Aufhellungspräparaten ohne weiteres ersichtlich ist, wie dieser Fortsatz aus dem Basale 4 + 5 allmählich herauswächst. Sieglbauer sieht diesen Fortsatz als eine mechanische Verfestigung zwischen den Basalia und den Metacarpalia an, da in der Phylogenese Stadien durchlaufen seien (Archaeopteryx), in denen die Metacarpalia noch frei waren. Dieser Auffassung möchte ich mich anschliessen.

Die sich wieder rückbildenden Elemente des Carpus, Centrale und Ulnare, haben wir bereits bei der Besprechung des Intermedio-Radiale und des Pisiforme gestreift. Ich habe das Ulnare an derselben Stelle wie Sieglbaur gefunden, aber kleiner und nicht durch so viele Stadien der Entwickelung hindurch. Während Sieglbauer noch bis zum 15. Tage bei der Ente Reste des Ulnare gesehen hat, ist nach meinen

Untersuchungen am Huhn am Ende des 9. Tages nichts mehr von ihm zu erkennen. Was Norsa als Ulnare bezeichnet, ist mir nicht klar geworden, da ich ihr Centrale 2 mit meinem Centrale für identisch erklären muss und ausser dieser Anlage keine Zentrierung im Carpus mehr entdecken kann, die für das Ulnare Norsas in Frage käme. Dass sich das Ligamentum carpi internum aus einem schmalen Gewebsstreifen zwischen Centrale und Ulnaende entwickelt, wie Sieglbauer es beobachtet hat, vermag ich an meinen Objekten nicht zu bestätigen. Ich glaube deutlich verfolgen zu können, wie das Centrale sich zum Ligament umbildet. Sieglbauer macht über das letzte Schicksal des Centrale keine näheren Angaben. Bei der Beschreibung des 10 tägigen Stadiums finde ich seinen Namen zum letzten Male kurz erwähnt, ohne dass ein Hinweis auf sein weiteres Verhalten hinzugefügt ist. Nach den Figuren der Tafel zu rechnen, wird es rückgebildet.

Meta- und Acropodium. Die beiden letzten Abschnitte des Handskelets werde ich der Einfachheit halber zusammen besprechen, da ja die Entwickelung beider aufs engste miteinander verknüpft ist. Nach meinen Untersuchungen sind die ersten Anfänge zur Bildung des Metapodiums gegen Ende des 5. Tages in Form von drei Höckern und zwei kurzen Strahlen als distale Ausläufer der Carpusanlage zu erkennen. Die drei Höcker entsprechen der Radialseite und stellen die ersten Anlagen für die sich später bildenden drei radialwärts gelegenen Finger dar, während aus den beiden kurzen Sprossen der vierte und fünfte Finger hervorgeht. Da es an der ulnaren Seite also schon zur Bildung von Fingerstrahlen gekommen ist, sehen wir auch in diesem Stadium noch den postaxialen Rand der Extremität, insbesondere den vierten Finger in der Entwickelung vorauseilen. Doch hört dieses Überwiegen schon sehr bald auf, da wir schon bei $5^1/_2$ tägigen Embryonen den Mittelfinger, also den dritten als den grössten und histologisch

am besten differenzierten bezeichnen müssen. In diesem Entwickelungsstadium ist der erste Finger immer noch als Höcker verdichteten embryonalen Gewebes vorhanden, während sich die Anlagen des zweiten und dritten Fingers zu kräftigen Sprossen weitergebildet haben. Mit $5^1/_2$ Tagen zeigen der zweite und fünfte Finger noch die Struktur des Vorknorpels; beim vierten und besonders bei dem dritten ist dagegen schon der Anfang zur Bildung hyaliner Intercellularsubstanz gemacht. Bei sechstägigen Embryonen hat sich auch aus dem ersten Höcker ein kleiner, vorknorpeliger Strahl entwickelt, so dass wir jetzt fünf deutlich erkennbare Fingerstrahlen unterscheiden können, von denen die beiden wieder verschwindenden Randstrahlen am schwächsten ausgebildet sind. Von den drei mittleren, bleibenden Sprossen zeigt der zweite den Übergang zum Knorpelstadium; das Gewebe des dritten und vierten hat indessen schon reichlich hyaline Zwischenzellsubstanz gebildet. Die beiden letzteren sind auch insofern dem zweiten voraus, als sich an ihnen schon die Absetzung einer vorknorpeligen Phalanx andeutet. Die beiden, bei sechstägigen Embryonen vorknorpeligen Randstrahlen verfallen im weiteren Verlauf der Entwickelung der Rückbildung. Der radiale, erste Strahl ist schon bei siebentägigen Embryonen fast vollkommen reduziert; der ulnare, fünfte Strahl erreicht zwar noch das Knorpelstadium, wird aber von den bleibenden Fingersprossen gänzlich überflügelt, um schliesslich im Laufe des 11. Tages vollkommen zu verschwinden. Die konservativen Finger entwickeln sich um so intensiver, doch steht der dritte Strahl dauernd an erster Stelle sowohl seiner Grösse als auch der Ausbildung seiner Phalangen und seiner histologischen Differenzierung nach. Denn wir finden, dass an der Diaphyse des dritten Metacarpus schon zu einer Zeit eine schmale Knochenhülse entstanden ist, in welcher beim vierten die perichondrale Ossifikation erst beginnt und der zweite noch vollkommen knorpelig ist. Ausserdem

gelangen beim dritten Finger zwei Phalangen, beim vierten dagegen nur eine zur Entwickelung. Der zweite Finger bildet zwar auch zwei Phalangen aus, zeigt aber in bezug auf seine histologische Differenzierung Besonderheiten. Während bei dem dritten und vierten Finger die Ossifikation gleichmässig distalwärts von den Metacarpalia auf die Phalangen fortschreitet, wird beim zweiten Finger der Metacarpus übersprungen. Selbst bei 14 tägigen Embryonen, bei denen die Diaphyse der Grundphalanx des zweiten Fingers schon grösstenteils verknöchert ist, ist bei dem zweiten Metacarpus noch nicht die geringste Spur einer Ossifikation nachzuweisen. Die Verwachsung der Metacarpalia mit den Basalia habe ich beim Basipodium bereits eingehend erörtert. Hier sei noch hinzugefügt, dass die Verschmelzung der Metacarpalia unter sich derart vor sich geht, dass sich der zweite Metacarpus vollständig an den dritten anlehnt und mit ihm verbindet, während der vierte nur an seinem proximalen und distalen Ende mit dem dritten Metacarpus verwächst.

Nach diesen Ausführungen kann ich der Auffassung Gegenbaurs, welche die im Vogelflügel ausgebildeten drei Finger dem ersten, zweiten und dritten der pentadactylen Hand gleichsetzt, nicht zustimmen, und die für überwunden geltende Auffassung Tschans ist erst recht für mich unannehmbar. Ich muss mich der Owenschen Zählweise anschliessen, da ich ja mit Norsa, Mehnert, Sieglbauer die Art der Reduktion in der Ontogenese habe verfolgen können. Nach meinen Beobachtungen ist hier dieselbe Art der Reduktion tätig gewesen und noch tätig, die bei vielen höheren Säugetieren zuerst zum Schwund des ersten, dann des fünften, darauf des zweiten und zuletzt des vierten Fingers geführt hat, so dass schliesslich bei den Einhufern der Mittelfinger übrig geblieben ist. Hierauf haben schon Sieglbauer und D. Barfurth hingewiesen. Ich gehe darauf noch etwas näher ein, da ich

bei der histologischen Differenzierung in den Metacarpalia dieselbe Reihenfolge gewahrt finde. Die Chondrifikation tritt zuerst im dritten Metacarpus auf, dann im vierten, darauf im zweiten, zuletzt im fünften und im ersten überhaupt nicht. Bei der Ossifikation, die wir allerdings nur bei den drei bleibenden Fingerstrahlen verfolgen können, haben wir dieselben Verhältnisse. Auch hier beginnt der dritte Metacarpus, dann kommt der vierte, und der zweite folgt dann erst in weitem Abstande. Gerade letzteres betone ich, da ich es als Beweis dafür ansehe, dass die Reduktion jetzt am zweiten Metacarpus am intensivsten tätig ist, wofür auch das flüchtige Auftreten des Basale 2 spricht. Ich kann also den Mehnertschen Satz: „die rudimentären oder überhaupt regressiven Fingerstrahlen zeigen eine ausgesprochene Verlangsamung ihrer histologischen Differenzierung", auch auf mein Objekt anwenden. Dass der zweite Finger noch zwei Phalangen ausbildet und dass diese sich verhältnismässig frühzeitig histologisch differenzieren, führe ich auf die starke Inanspruchnahme derselben beim Fliegen zurück, da der sogen. Daumen der Vögel in Form der Alula befiedert ist. Wenn Mehnert sagt: „die rudimentären Strahlen entfalten sich später als die konservativen und progressiven", so ist das nach meinen Beobachtungen nicht durchweg richtig, da der fünfte Strahl sich vor dem dritten anlegt. In bezug auf den ersten Strahl trifft seine Angabe zu.

Nun noch ein Wort über den am proximalen Ende des zweiten Metacarpus vom 9. Tage ab zur Ausbildung gelangenden Fortsatz. W. K. Parker fasst diesen Processus als einen „pre-pollex" auf und kommt wohl hauptsächlich deswegen zu dieser Annahme, da er diesen Fortsatz als isoliertes Knorpelstück gesehen haben will, das sich erst später mit dem zweiten Metacarpus vereinigt. Ich habe in keinem Stadium an dieser Stelle ein isoliertes Vorknorpel- oder Knorpelcentrum finden können, habe vielmehr genau verfolgt, wie dieser Fortsatz all-

mählich aus dem zweiten Metacarpus herauswächst. Damit dürfte die Annahme eines Prä-Pollex hinfällig sein. Sieglbauer sagt von ihm: „der Höcker ist eine funktionelle Anpassung an den Zug des kräftigsten Antagonisten des M. flexor carpi ulnaris", und diese Erklärung ist auch wohl die einfachste.

Betrachten wir nun zum Schluss, wie die Chondrifikation in proximo-distaler Richtung vom Zeugopodium bis zum Acropodium fortschreitet, so müssen wir feststellen, dass das Basipodium übersprungen und vom dritten und vierten Metacarpus überholt wird. Ich kann also, soweit es den Carpus betrifft, die von Mehnert betonte Tatsache bestätigen, dass „die sonst ganz regelmässig wie bei Emys distalwärts vordringende Verknorpelung bei Säugetieren und Carinaten zunächst eine grosse Abweichung erfährt, die sich gründet auf eine prononziert akzelerierte gewebliche Differenzierung von Metacarpus und Metatarsus". Sieglbauer widerspricht für Ente und Pinguin dieser Auffassung, da er vor dem Auftreten der Verknorpelung in den Metacarpen die Bildung hyaliner Grundsubstanz im Ulnare beobachtet haben will. Für meine Untersuchungen am Hühnchen trifft das nicht zu. Besonders bei einer Serie vom Flügel eines $5^3/_4$ tägigen Embryos habe ich ganz unzweideutig feststellen können, dass im vierten und vor allem im dritten Metacarpus schon hyaline Intercellularsubstanz gebildet ist, während im Basipodium überhaupt noch keine Zentrierungen stattgefunden haben.

D. Ergebnisse.

1. Während der Ontogenese werden im Carpus zwei proximale und zwei distale Knorpel- und vier Vorknorpelcentren isoliert angelegt.

2. Die beiden Handwurzelknochen der Vögel sind als Intermedio-Radiale und Pisiforme aufzufassen.

3. Während der Ontogenese gelangen noch fünf Fingerstrahlen zur Anlage, von denen die beiden Randstrahlen rückgebildet werden, indem zuerst der radiale, später der ulnare verschwindet.

4. Die im Vogelflügel enthaltenen drei rudimentären Finger entsprechen dem zweiten, dritten und vierten der pentadactylen Hand (Owen).

5. Die reduzierende Kraft ist zurzeit am zweiten Metacarpus am intensivsten tätig.

6. Die Chondrifikation dringt in proximo-distaler Richtung nicht gleichmässig vor, sondern überspringt den Carpus.

Am Schlusse meiner Arbeit spreche ich Herrn Geheimrat Professor Barfurth meinen verbindlichsten Dank aus für die gütige Überlassung des wertvollen Materials und für die freundliche Unterstützung bei der Bearbeitung des Themas.

Literaturverzeichnis.

1. Barfurth, D., Der Flügelhöcker des Hühnchens, eine rudimentäre Hyperdactylie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 23. 1911.
2. Braus, H., Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletes. O. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. experim. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3. 2. Teil. Jena 1906.
3. Emery, C., Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets. Anat. Anz. V. Jahrgang. S. 283—294. 1890.
4. Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. 2 Teile. Amsterdam 1888. Jena 1888.
5. Derselbe, Morphologische Streitfragen. Morphol. Jahrbuch. XXX. 1./2. 1902.
6. Gadow, H., Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Vierte Abteilung: Vögel. I. Anatomischer Teil. Leipzig 1891.
7. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
8. Hochstetter, F., Über die Entwickelung der Extremitätenvenen bei den Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. 17. Heft 1. S. 1—44. 1891.
9. Krause, R., Über Herstellung durchsichtiger anatomischer Präparate. Verhandl. d. 23. Versamml. d. Anat. Gesellsch. Giessen 1909. S. 133.
10. Leighton, V. L., The development of the wing of Sterna Wilsoni. Americ. Naturalist. Vol. 28. 1894.
11. Lundvall, H., Über Demonstration embryonaler Knorpelskelete. Anat. Anz. Bd. 25. S. 219—222. 1904.
12. Derselbe, Weiteres über Demonstration embryonaler Skelete. Anat. Anz. Bd. 27. S. 520—523. 1905.
13. Mehnert, E., Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Jena 1897. Sonderabdruck aus G. Schwalbe, Morphol. Arbeiten.
14. Norsa, E., Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux (Résumé). Archives italiennes de Biologie. T. 22. 1894.

15. Parker, W. K., On the structure and development of the wing in the common fowl. Philosophical transactions of the royal society of London. Vol. 179. Bd. 1889.
16. Rabl, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 70. 1901.
17. Rosenberg, A., Über die Entwickelung des Extremitätenskelets bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmassen charakterisierten Wirbeltieren. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 23. S. 116—171. 1873.
18. Schultze, O., Über Herstellung und Konservierung durchsichtiger Embryonen zum Studium der Skeletbildung. Verhandl. d. 11. Versamml. d. Anat. Gesellsch. Gent 1897. S. 3.
19. Sieglbauer, F., Zur Entwickelung der Vogelextremität. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 97. 1910.
20. Tschan, Alfr., Recherches sur l'extrémité antérieure des oiseaux et des reptiles. Dissertation. Genf 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 21.

Figur 1. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 4 Tage 17 Stunden alten Embryos. Es wurde der Schnitt ausgewählt, in dem der Radius in seiner grössten Ausdehnung getroffen ist, um zu zeigen, wie die Ulna in der Entwickelung vorauseilt. Vergr. 27 mal.

Figur 2. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 5 tägigen Embryos. Die Handplatte ist in der grössten Ausdehnung getroffen; Radius und Ulna sind nur angeschnitten. Man sieht, dass der vierte Finger in der Entwickelung am weitesten voraus ist. Vergr. 23 mal.

Figur 3. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines $5^1/_2$ tägigen Embryos. Es soll der Höcker an Stelle des ersten Fingerstrahles gezeigt werden. Der fünfte Strahl ist noch gerade angeschnitten. Vergr. 25 mal.

Figur 4. Photographie eines Schnittes aus der Serie vom Flügel eines 6 tägigen Embryos. Der erste Strahl ist in seiner grössten Ausdehnung getroffen, der fünfte nur angeschnitten. Dieser ist in den mehr volar gelegenen Schnitten viel umfangreicher. Ausserdem sind Radiale, Pisiforme und Intermedium undeutlich zu erkennen. Vergr. 20 mal.

Tafel 22.

Figur 5. Photographie eines Aufhellungspräparates vom Flügel eines 10 tägigen Embryos von der radio-volaren Seite aus bei durchfallendem Licht. Linke, vordere Extremität. Vergr. 12 mal.

Figur 6. Photographie eines Aufhellungspräparates der rechten, vorderen Extremität eines 11 tägigen Embryos von der radio-volaren Seite bei auf-

fallendem Licht. Dieses Bild zeigt die Klarheit der Aufhellungspräparate, da trotz 10 maliger Vergrösserung noch bei auffallendem Licht photographiert werden konnte.

Figur 7. Photographie eines Flügelskeletes von einem etwa 2 Jahre alten Landhuhn. Rechte, vordere Extremität von der volaren Seite gesehen. $^5/_7$ der natürlichen Grösse.

Abkürzungen.

R. = Radius.
U. = Ulna.
Ra. = Radiale.
Ul. = Ulnare.
B. = Basale.
C. = Centrale.
I. = Intermedium.
Pi. = Pisiforme.
M. = Metacarpus.
Ph. = Phanlanx.
H. = Humerus.
C.—M. = Carpo-Metacarp.
× Processus des 2. Metacarpus.

Aus dem anatomischen Institut zu Tübingen.

ÜBER DEN GEWEIHWECHSEL DER HIRSCHE, BESONDERS ÜBER DEN KNORPEL- UND KNOCHENBILDUNGSPROZESS DER SUBSTANTIA SPONGIOSA DER BASTSTANGEN.

VON

K. v. KORFF,
TÜBINGEN.

Mit 10 Figuren im Text und 4 Abbildungen auf den Tafeln 23/24.

I. Allgemeines über die Geweihe der Cerviden.

Die Geweihstangen der Hirsche stellen entwickelungsgeschichtlich eine direkte Fortsetzung der Knochenmasse des Stirnzapfens oder Rosenstockes nach oben dar, welche jährlich abgeworfen und neu gebildet werden. Die Vorgänge im Innern des Rosenstockes, welche den Abwurf der Geweihstangen möglich machen, die allmähliche, 4 Monate dauernde Differenzierung des Bindegewebes des Rosenstockes und der Basthaut zur definitiven Knochensubstanz der Geweihstangen, das Absterben der Basthaut, der Blutgefässe der Geweihstange, das „Fegen" der ausgereiften Geweihstangen, die allmähliche Bräunung oder Oberflächenfärbung sind Erscheinungen des „Geweihwechsels" der Hirsche.

Die Geweihstangen entwickeln sich in der Regel innerhalb vier Monaten (beim Rehbock in den vier ersten Kalendermonaten des Jahres, beim Hirsch in den Monaten April, Mai, Juni, Juli).

Indessen es kommen individuelle Schwankungen vor, so dass der Anfang der Entwickelungsperiode, welcher mit dem Abwurf der alten Stange natürlicherweise zusammenfällt, sich um einen Zeitraum von etwa 2—3 Wochen verfrühen oder auch verspäten kann. Dementsprechend würde sich dann auch der Endtermin der Entwickelung um 1—$1^1/_2$ Monat verschieben können.

45*

Die abgeworfene Stange besteht aus einem unteren, sehr kurzen, nicht gefärbten Teil, der als oberster Abschnitt des Rosenstockes mit abgeworfen wird, und einem langen oberen gefärbten Teil, der eigentlichen Geweihstange; dieser Teil wird im gewöhnlichen Sprachgebrauch allein unter Geweihstange verstanden. Ihrer Zusammensetzung nach ist sie eine echte Knochenmasse. Der untere (nicht gefärbte) Abschnitt enthält wie der persistierende, also nicht zum Abwurf kommende Teil des Rosenstockes nur Substantia compacta. Der obere Teil dagegen, die eigentliche Geweihstange, hat eine äussere, aus Substantia compacta, und eine innere, aus Substantia spongiosa bestehende Knochenschicht, ähnlich dem gewöhnlichen Knochen. Während der Entwickelung werden die Markräume der Substantia spongiosa von einem blutgefässreichen bindegewebig fibrillären Markgewebe erfüllt, das nach der völligen Entwickelung abstirbt und, soweit ich bisher gesehen habe, nicht die Bedeutung und Zusammensetzung des gewöhnlichen Knochenmarkes hat; es kommt z. B. als blutbildendes Organ nicht in Betracht.

Die sich zuspitzenden Enden (Sprossen) der Stange bestehen bis zu einer gewissen Tiefe nur aus Substantia compacta, die sich kegelförmig nach dem Aufhören des Längenwachstums der Substantia spongiosa über diese hinausschiebt.

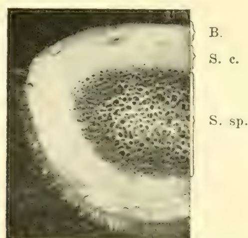
Die freie Oberfläche der Stange zeigt Besonderheiten, die „Rose“ und die „Perlen“, dann mehr oder weniger stark zugeschärfte Knochenleisten, zwischen denen Längsfurchen laufen.

Den Längsleisten entsprechen an der Basis der Stange wulstartige Erhebungen der Knochensubstanz; letztere sind ringförmig um die Stange zu einer quer zur Längsachse der Stange gestellten Knochenplatte, der Rose, zusammengewachsen. In der Randpartie der Rose finden sich Einkerbungen oder Einschnitte, die durch Zusammenwachsen der Ränder in Löcher übergehen können. In der Fortsetzung dieser Randeinschnitte

nach oben zeigt die Rose auf der Oberfläche Furchen, die sich in die Längsfurchen der Stange unter Umbiegung im rechten Winkel fortsetzen. Diese Stellen sind die Strassen für die äusseren grossen Ernährungsgefässe während der Entwickelung.

Die Perlen, ebenso die Rose, sind zapfenförmige Erhebungen der Knochensubstanz (Substantia compacta), die bei der Rose in den basalen Abschnitten zu einer Knochenplatte zusammenwachsen, senkrecht zur Längsachse der Stange.

Über die grobe Zusammensetzung der Geweihstange orien-



Textfig. 1.

Querschnitt durch den basalen Abschnitt des Sprosses einer Damhirschbaststange von ca. 3½ monatlicher Entwicklung. B. Basthaut. S. sp. Substantia spongiosa. S. c. Substantia compacta.

tiert uns der Querschnitt (Textfig. 1) durch den Stangenspross einer Damhirschbaststange kurz vor dem Abschluss ihres Wachstums. Aussen liegt die Basthaut (B.), in ihr sind die weiten längsverlaufenden Blutgefässe (quergeschnitten) sichtbar. Mit der Basthaut hängt eng zusammen durch das Periost die Substantia compacta (S. c.); ihre zahlreichen H a v e r s schen Blutgefässkanäle (Knochenröhren) sind sehr eng und makroskopisch nicht zu erkennen, auch nicht bei doppelter Vergrösserung des Photogramms der Textfigur 1. In der Mitte liegt das Balkenwerk oder Röhrensystem der Substantia spongiosa (S. sp.); ihre sehr kurzen und miteinander anastomosierenden

Knochenröhren zeigen Besonderheiten, deren funktionelle Bedeutung zuerst Gebhardt (1901) erkannte. In der Mitte liegen sehr weite, gut makroskopisch sichtbare (ca. 2—3 mm weit) Knochenröhrchen, nach der Peripherie nehmen sie ständig an Durchmesser ab.

Die statische Bedeutung dieser systematischen Anordnung der Knochenröhrchen der Geweihstange beschreibt Gebhardt (1903): „Tatsächlich hat die Grössenabnahme der Bauelemente auf dem Querschnitt nach dessen Peripherie zu folgende wichtige Vorteile: 1. Schaffung einer an sich widerstandsfähigen Oberfläche, 2. wird der nach der Tiefe zu abnehmenden Spannung durch primär abscherende Aussenkräfte inkl. Torsion dadurch Rechnung getragen, 3. wird die Ausbreitung aller Spannungen auf einen grösseren als den Aufnahmebezirk dadurch begünstigt und lokal zerstörende Insulte in verbreitete statische Belastungen umgewandelt, weil die Anfangsspannung bei der Fortleitung nach innen mit dem Auftreffen auf immer grössere Hohlelemente seitlich abgelenkt wird und so einen immer grösseren Teil des Umfangs betrifft.“

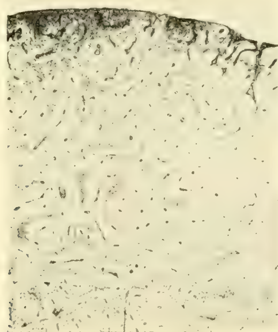
Dieselbe funktionell wichtige Einrichtung der Bauart findet sich auch in dem Röhrensystem des Rosenstockes, der nur aus Substantia compacta zusammengesetzt ist. Auch hier nimmt die Weite der Knochenröhren vom Centrum nach der Peripherie allmählich ab.

II. Über die Entstehung der Oberflächenfärbung der Geweihstangen.

Die Entstehung der Oberflächenfärbung der Stangen ist schon vielfach besonders in Jagdzeitschriften diskutiert worden; doch soviel ich weiss, sind die verschiedenen Oberflächenstellen — es gibt auch viele ungefärbte Flächen, die weiss

wie gewöhnliche Knochensubstanz aussehen — noch nicht auf mikroskopischen Schnitten untersucht worden. Fast allgemein nimmt man an, dass die Färbung eine Folge des „Fegens" der Stangen an der gerbsäurehaltigen Borke der Sträucher ist.

Gerade nicht sehr selten werden Rehböcke oder Hirsche mit „ungefegten" Stangen (Baststangen), sei es absichtlich oder unabsichtlich, geschossen. Die glücklichen Besitzer bemühen sich nun, nach Entfernung des Bastes mit allerlei künstlichen Mitteln



Textfig. 2.

Dünner, die Färbung bedingender Oberflächenbelag einer gefegten Rehbockstange setzt sich fort in die Knochenröhren und Knochenkanälchen, besteht aus Staubpartikelchen und gefärbtem Blutgerinnsel.

den weissen Geweihstangen durch Anstrich oder Beize den natürlichen Farbeton wie nach dem Fegen zu geben, um das „Unwaidmännische" ihres Schiessens zu bemänteln. Häufig werden Reibungsversuche mit der Rinde der Sträucher gemacht, aber es ist bis jetzt noch niemandem gelungen, eine natürliche Oberflächenfärbung nachzumachen. Nach meinen Untersuchungen beruht der eigenartige Farbenton der gefegten Stangen auf einem der Oberfläche aufsitzenden und auch die Poren der Knochensubstanz ausfüllenden Belag von gefärbtem

Blutgerinnsel und Staub. Beim Abstreifen der Basthaut werden viele noch bluthaltige Gefässe an der Grenze zwischen Knochen und Basthaut zerrissen. Dass die Knochengefässe noch längere Zeit nach dem Fegen bluthaltig sind, davon konnte ich mich auf mikroskopischen Schnitten überzeugen. Ausserdem steht die immer wieder von Jägern beobachtete Tatsache fest, dass nach dem Fegen das „Blut" mehrere Tage an den Stangen herunter-

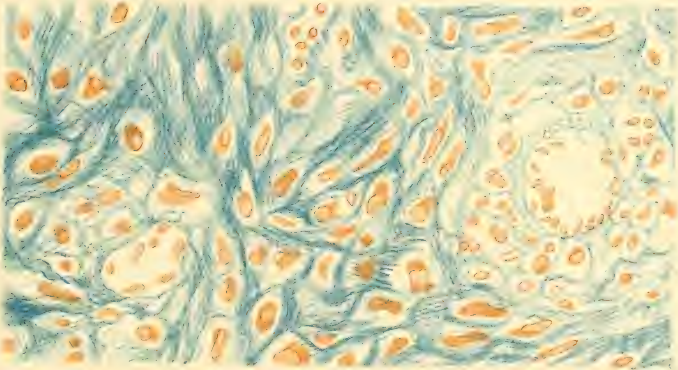


Textfig. 3.

Infiltration der Knochenkanälchen der Oberflächenpartie einer gefegten und verfärbten Rehbockstange mit Staubpartikeln und gefärbtem Blutgerinnsel.

läuft. An vielen Stellen, besonders in den Längsfurchen, verdickt sich das auf der Oberfläche gerinnende Blut zu einer mehr oder weniger dicken bräunlichen — die Farbe kommt von der des Blutfarbstoffes (Hämoglobinkristalle) her — Kruste.

So wird an vielen Stellen die weisse Knochensubstanz verdeckt. An anderen Stellen, wo keine Auflagerung oder Infiltration stattfindet, behält die Knochenoberfläche ihr natürliches helles, ungefärbtes Aussehen.





Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden. Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

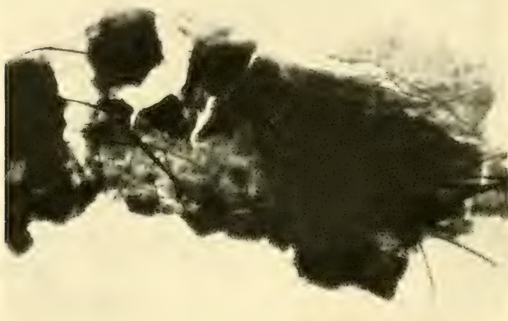
Es kommt noch etwas anderes hinzu. Die Geweihstangen werden nicht nur „gefegt", sondern auch beim Wühlen der Hirsche mit den gefegten Stangen in der Erde mit den Bestandteilen der Erde in Berührung gebracht. Deshalb vermischen sich auch zahlreiche Fremdkörper, besonders Erdpartikelchen, mit den gerinnenden Blutmassen und sind, wie ich glaube, häufig mitbestimmend für den Farbenton der Oberflächenfärbung; z. B. tragen die im Moor stehenden Rehböcke fast regelmässig tief dunkel verfärbte Geweihstangen, was ich nur auf die dunkel gefärbte Moorerde zurückführen kann. Die Dicke der Kruste auf den Stangen ist verschieden, am dicksten ist sie in den Längsfurchen. An vielen Stellen, wo der Oberflächenbelag nur sehr dünn ist, sind die Poren der Knochensubstanz, d. h. die Gefässräume der Haversschen Lamellensysteme und die Knochenkanälchen, bis zu einer gewissen Tiefe mit Fremdkörpern (Staubkörnchen) und Resten von geronnenem Blut gefüllt. Diese Infiltration der Knochensubstanz führt zu einer Trübung und einem stärkeren Lichtbrechungsvermögen der betreffenden Stellen bei Untersuchung von mikroskopischen Schnitten. Makroskopisch zeigt sich hier nur eine geringe Färbung (Textfig. 2, 3).

In Textfig. 4 ist das Mikrophotogramm von dem Oberflächenbelag aus der Längsfurche einer Rehbockstange — der betreffende Bock wurde von mir etwa 8 Tage nach dem Fegen geschossen — wiedergegeben. Beim Abheben ist die Kruste in einzelne Brocken zerfallen; die Brocken hängen noch durch Basthaare zusammen, die mit der ganzen Masse verklebt sind. Unter der abgehobenen Kruste erscheint die Geweihstange nicht mehr gefärbt, sondern weiss wie gewöhnlicher Knochen.

Rörig (1906) schreibt die Braunfärbung des Geweihes der Wirkung von „Gerbstoff und Gerbsäuren" zu, mit denen beim „Fegen" die freie, von Bast entblösste Oberfläche der Geweihstangen in unmittelbare Berührung kommt. Nach An-

sicht von Rörig sind die Gerbsäuren der geschlagenen Baumrinde imstande, aus kohlensauren Salzen die Kohlensäure auszutreiben und sich an deren Stelle zu setzen. „Und Verbindungen dieser Art färben sich an der Luft braun.“

Trotzdem die Ansicht von Rörig noch heute die allgemein herrschende ist — auch Karl Brandt vertritt dieselbe —, so trifft sie nach meiner Meinung nicht zu. Folgende



Textfig. 4.
Dicker Oberflächenbelag aus der Längsfurche einer gefegten Rehbockstange enthält zersetztes gefärbtes Blut, Basthaare und gefärbte Erdpartikel.

Tatsachen sind mit der allgemeinen Auffassung unvereinbar. Den in der Gefangenschaft (zoologischen Gärten etc.) gehaltenen Hirschen und Rehböcken wird in den allermeisten Fällen keine Gelegenheit gegeben, an frischen mit Baumrinde versehenen Holzgewächsen zu fegen. Sie streifen den Bast an den trockenen Pfählen von Holz oder an Eisenstangen ab und wühlen mit den blutenden Stangen in der Erde. Auch hier tritt eine Verfärbung der Stangen ein. Wenn nun Rörig gerade diese Fälle für seine Ansicht verwerten zu können glaubt, indem er meint, dass diese Färbung keine echte und natürliche sei, so ist doch

meines Erachtens für die Entscheidung der Frage zunächst der Umstand massgebend, dass überhaupt eine Färbung ohne Gerbsäure auftritt. Ausserdem variiert der Farbenton der in freier Wildbahn gefegten Geweihstangen sehr erheblich, so dass es sehr schwer sein dürfte, eine echte von einer unechten Färbung zu unterscheiden.

Elche tragen sehr breite, schaufelförmige Geweihe. Die breiten Flächen sind nun überall, selbst in den mittleren Stellen gefärbt. Dass diese mittleren Partien beim Fegen mit der Baumrinde in Berührung kommen, ist doch wohl unmöglich, da das Abstreifen der Baumrinde nur mit den freien zugespitzten Enden der Stangen bewirkt werden kann. Diese sind aber fast immer ungefärbt.

III. Über den Abwurfsprozess der Geweihstangen und die Regeneration des Markgewebes in den erweiterten Markräumen des Rosenstockes.

Wie auf dem Längsschnitt (Fig. 6) zu erkennen ist, geht der Anlage der eigentlichen Stange die Bildung des obersten Abschnittes des Rosenstockes voraus, der in seiner Länge etwa dem Rosenstockstück entspricht, welches jährlich mit der Stange abgeworfen wird. Durch diese Einrichtung wird offenbar einer zu starken Verkürzung des Rosenstockes durch das jährliche Abwerfen vorgebeugt. Indessen Rehböcke tragen in der Regel im höheren Alter verkürzte Rosenstöcke, was nur so zu erklären ist, dass die sich jährlich neu bildenden oberen Abschnitte des Rosenstockes im allgemeinen an Länge zurückstehen den mit der Stange abgeworfenen. Kurze Rosenstöcke zeigen daher in der Regel das hohe Alter der Rehböcke an. Mit der Verkürzung geht noch eine Verdickung des Rosenstockes der älteren Individuen einher durch periostale Anlagerung.

Wie kann sich nun auf dem Rosenstockstumpf nach dem Abwerfen neues Knochengewebe bilden und aus welchem Gewebe geht es hervor? Ich gehe auf diese Frage hier nur kurz ein, soweit sie uns die Möglichkeit der jährlichen Neubildung der Stangen verständlich macht.

Wahrscheinlich sterben die Blutgefässe (Haversschen Gefässe) des Rosenstockes und auch das sie umgebende Markgewebe mit dem völligen Ausreifen der Geweihstangen — dieser Zeitpunkt dürfte ca. ein Monat nach dem Fegen da sein — ab. Der Rosenstock ist in dieser Zeit sehr fest, die Haversschen Gefässräume (Knochenröhren) sind sehr eng, mit blossem Auge nicht sichtbar, die Haversschen Knochensubstanzlamellen sehr dick. Etwa drei Monat nach dem Fegen beginnt eine Wiederbelebung des Rosenstockes; in die Knochenröhren dringen Gefässe und bindegewebiges Markgewebe, die inneren Schichten der Haversschen Knochenlamellen werden abgebaut, die Markräume erweitern sich, das junge, mit Gefässen von der Diploe des Stirnbeins und den Periostgefässen des Rosenstockes eindringende Markgewebe vermehrt sich durch Wucherung seiner zelligen und fibrillären Elemente; es findet eine Regeneration der abgestorbenen Teile des Markgewebes im Rosenstock statt.

Die durch diese Vorgänge bedingte Lockerung der inneren Teile des Rosenstockes — wie es scheint, bleibt eine schmale äussere Zone des Rosenstockes unverändert — gibt v. Raësfeld in seinem interessanten Buche „Das Rotwild" (1899, S. 27, 28, 29) auf Längsschnitten durch die Rosenstöcke von Hirschen wieder. Der am 15. August im Bast erlegte Spiesser, sowie der am 19. August unmittelbar nach dem Fegen erlegte geringe Hirsch tragen noch sehr weite Markräume des Rosenstockes und des Stirnbeins und sind reich von Gefässen durchzogen, welche sich in die Stange fortsetzen. Der am 28. September — also ca. 6 Wochen nach dem Fegen — erlegte Hirsch

zeigt makroskopisch einen vollständig verkalkten Rosenstock ohne Markräume (die engen Haversschen Blutgefässkanäle bleiben natürlich bestehen, sind aber makroskopisch nicht sichtbar). In Abbildung 6, 7, 8 gibt v. Raësfeld die Längsschnitte durch Rosenstöcke und Stirnbeine von Hirschen wieder, die am 13. November, am 23. Januar und am 17. Februar erlegt wurden. Sie zeigen deutlich das allmähliche Fortschreiten der Auflockerung der Rosenstöcke durch Resorption der Knochensubstanz sowohl im Stirnbein wie im Rosenstock. Eine mikroskopische Untersuchung würde zweifellos — ich fand dies Verhalten bei Rehböcken vor — in den so geschaffenen weiten Markräumen ein stark wucherndes zusammenhängendes Markgewebe der Diploe des Stirnbeins und des Rosenstockes ergeben haben, das bis zur Naht oder Grenze von Rosenstock und Geweihstange vordringt und für die Neubildung der Stange die Matrix bildet.

Doch mit der Auflockerung und Neubildung des Rosenstockes ist natürlich noch nicht der Zeitpunkt des Abwerfens gekommen. Es müssen noch mehr Knochenmassen sowohl im Innern des Rosenstockes wie in der äusseren Schicht und zwar in einer bestimmten Ebene, in der Abwurfsebene, entfernt werden. Zu diesem Zwecke entsteht durch Resorption eine ringförmige Vertiefung der äusseren Schicht, der äussere Resorptionsring (äussere Resorption). Der äusseren Einkerbung wächst die Resorption der inneren Abschnitte des Rosenstockes entgegen (innere Resorption). Im Bereich der Abwurfsebene findet nämlich eine besonders intensive Einschmelzung der Knochensubstanz statt. Es entstehen hier grosse Resorptionsräume oder Resorptionssinus, in denen zahlreiche Osteoklasten (Koelliker), stark wucherndes indifferentes junges Bindegewebe und Blutgefässe (primäres Markgewebe) liegen. Bei stärker um sich greifender Einschmelzung erweitern sich die Resorptionslücken, sie fliessen zu einer grossen Höhle

zusammen und erreichen an der Peripherie den äusseren Resorptionsring. Die Stange hat erst jetzt ihren natürlichen Halt ganz verloren; sie fällt ab.

Wie wir gesehen haben, fällt der ganze Abwurfsprozess der Stange mit einer Erweiterung der Knochenröhren des Rosenstockes, mit einer Regeneration und intensiven Wucherung von bindegewebigem Markgewebe in demselben zusammen. Aus diesem Gewebe wird das Knochengewebe einer neuen Stange gebildet. Es wird also gleichzeitig mit dem zum Abwerfen führenden Resorptionsvorgängen die Neubildung einer Stange vorbereitet, so dass sehr bald nach dem Abwerfen mit der Entwickelung der neuen Stange begonnen werden kann.

Nach dem Abwerfen ist die Abwurfsfläche des Rosenstockes in der Regel teller- oder kraterförmig vertieft. Der Rosenstockkrater — so nenne ich das ausgehöhlte obere Ende — findet eine natürliche Vertiefung durch die Kopfhaut. Dieselbe umgibt nämlich den Rosenstockstumpf in Form einer Hautmanschette. Der Abwurf der Stange findet immer unterhalb des freien Randes der Hautmanschette statt, so dass er den Rosenstockkrater überragt und vertieft. Dieser Krater wird nach dem Abwurf der Stange mit Blut gefüllt. Es bildet sich ein dicker Blutschorf. In das geronnene Blut desselben wuchert sehr bald unter allmählich vor sich gehender Resorption desselben das Bindegewebe der stark erweiterten Knochenröhren (Markräume) des Rosenstockstumpfes. Die jungen lebenskräftigen Elemente des bindegewebigen Markgewebes des Rosenstockes bilden dann neue Knochensubstanz. Hinzu kommt noch das sehr bald von allen Seiten gleichmässig über den Blutschorf herüberwachsende Bindegewebe der Rosenstockmanschette (Kopfhaut).

Auf die Einzelheiten des Abwurfprozesses, der Überhäutung, der Resorption des Blutschorfes, der Neubildung der Substantia compacta des Rosenstockes etc. gehe ich unter Wiedergabe von Präparaten in einer späteren Zusammenstellung ein.

IV. Über die Zusammensetzung der Baststange von mittlerer Entwickelungsstufe.

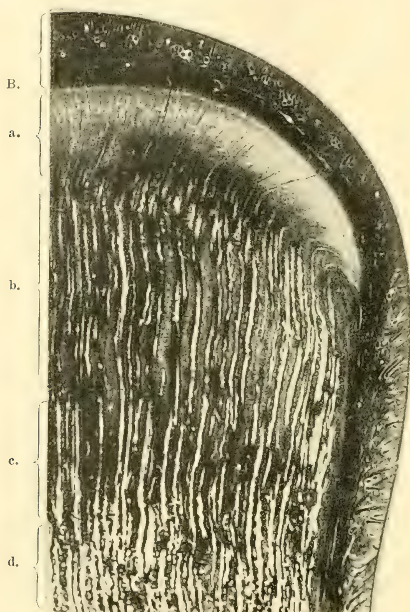
Ähnlich wie beim gewöhnlichen Skeletknochen geht bei der Geweihstange der Entwickelung des enchondralen Knochens (Substantia spongiosa) die einer knorpeligen Grundsubstanz voraus; dieselbe hat auch in der Geweihstange nur provisorische Bedeutung, sie verschwindet später mehr oder weniger ganz. Erst in Anlehnung an den zur Resorption kommenden Knorpel (verkalkte Knorpelbälkchen) entwickelt sich in beiden Fällen die Knochensubstanz der Substantia spongiosa. Zunächst besteht aber ein grosser Unterschied in der Anlage des primären (knorpelig präformierten) Knochens und der Geweihstange. Bei ersterem besteht die erste Anlage aus einer gleichmässigen Masse von Hyalinknorpel, in die erst sekundär vom Periost aus Blutgefässe und junges Markgewebe eindringt. Bei letzterer sind die Markgefässe und das Markgewebe primäre Bildungen, um welche ringsherum sich sekundär Knorpelgewebe aus fibrillärem Bindegewebe differenziert (Textfig. 5, Fig 2, 3 der Tafel 23/24).

Der Orientierung über die grobe Zusammensetzung der Baststangen sollen die Mikrophotogramme der Textfigur 5 u. 6 dienen. Dies sind mittlere Längsschnitte einer Rehbockbaststange vom 15. Februar, die in Zenkerscher Flüssigkeit im frischen Zustande fixiert und mit der v. Ebnerschen Methode entkalkt wurde; Textfigur 5 ist mit 6facher, Textfigur 6 mit 10facher Vergrösserung wiedergegeben.

Der Entwickelungsdauer nach handelt es sich wohl um eine zweimonatliche Baststange. Da der Rehbock der freien Wildbahn angehörte, so kann ich nichts Bestimmtes über den Zeitpunkt des Abwerfens mitteilen.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Entwickelung der Substantia spongiosa derjenigen der Substantia corticalis weit vorauseilt; beim Röhrenknochenaufbau ist dies-

bezüglich ein umgekehrtes Verhalten vorhanden. Wir finden deshalb im allgemeinen bei Baststangen von mittlerer Entwickelung die Substantia spongiosa schon ziemlich weit ent-



Textfig. 5.

Längsschnitt einer ca. 2 monatlichen Rehbockbaststange (oberes Drittel). B. Basthaut. a. wucherndes Bindegewebe der Keimzone. b. Faserknorpel. c Hyalinknorpel (unten verkalkt). d. Resorptionszone des Knorpels: an die verkalkten Knorpelbälkchen lagert sich fibrilläre Knochensubstanzanlage. Markräume hell.

wickelt, während die Substantia compacta noch sehr in der Entwickelung zurück ist, die Anlage der letzteren befindet sich in einem schmalen Streifen unter dem Periost, wo erst junge Knochenbälkchen, teils verkalkt, teils unverkalkt, sich bilden.

Das provisorische Knorpelgewebe entwickelt sich zwischen den primären Markräumen der Baststange, welche in ihrem oberen Abschnitte verschiedene Bindegewebsarten, die ineinander übergehen, differenziert. Die verschiedenen Bindegewebsarten der Baststangen liegen übereinander, lockeres embryonales Bindegewebe, faserknorpeliges Bindegewebe und Hyalinknorpel. Die Baststange wird von sehr zahlreichen Blutgefässen durchsetzt, in ihrer Umgebung liegen die primären Markräume. Das primäre Markgewebe ist ein keimendes Bindegewebe mit indifferenten Bindegewebszellen und zahlreichen Bindegewebsfibrillen; die zahlreichen und weiten Markräume stellen im Gebiet des Knorpels lange, parallel laufende Röhren dar, in der Zone der Knochenanbildung sind es kurze, unregelmässig laufende röhrenförmige Räume, die ineinander übergehen wie die Poren eines Schwammes (Zone d der Textfig. 5). In den Mikrophotogrammen der Textfiguren 5 u. 6 sind die Markräume hell, die verschiedenen ineinander übergehenden bindegewebigen Grundsubstanzen dunkel.

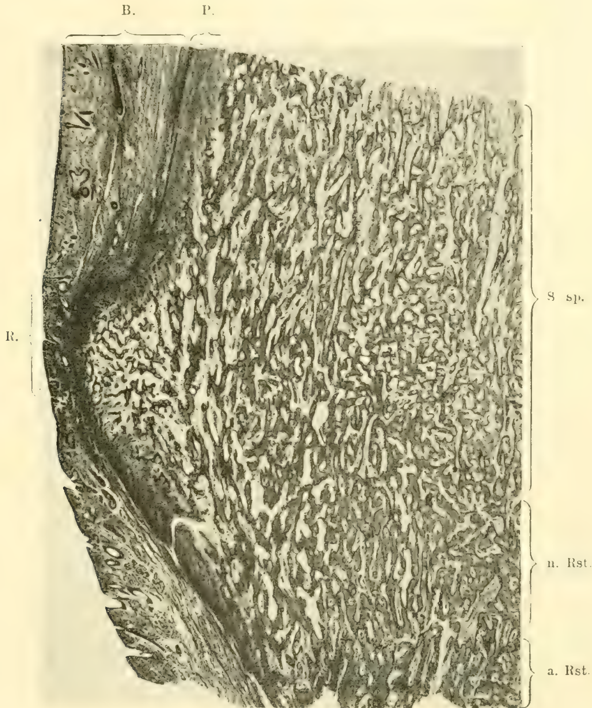
Ganz oben in der Stange können wir noch nicht Markgewebe und bindegewebige Grundsubstanz unterscheiden. Hier liegen als Fortsetzungen der Markgefässe kleinere Blutgefässcapillaren, die bogenförmig mit denen der Basthaut anastomosieren. Ich nenne diese Zone (a in Textfig. 5) die Keimzone der Baststange, das hier liegende Bindegewebe hat noch einen indifferenten Charakter, es setzt sich aus denselben Bestandteilen zusammen wie das des primären Markgewebes der Baststange. Wir sehen hier gut färbbare junge indifferente Bindegewebszellen, teils sternförmig, teils spindelförmig, viele finden sich in mitotischer Teilung; sie liegen in mehr oder weniger weiten Abständen voneinander in einer nicht färbbaren Gewebeflüssigkeit. Zwischen den Zellen liegen nur vereinzelt junge Bindegewebsfibrillen ohne besondere Bedeutung und Anordnung. Unter der Schicht des keimenden Bindegewebes der

Spitze (Zone a) treffen wir in der zweiten Zone (b) verdichtetes Bindegewebe vom Charakter des Bindegewebs- oder Faserknorpels an. Derselbe geht in der dritten Zone (c) in Hyalinknorpel, der bald durch Kalksalzniederschläge erhärtet wird, über. Der Hyalinknorpel wird in der vierten Zone (d) bis auf kleine unregelmässig gestaltete Knorpelbälkchen resorbiert. An seine Stelle tritt echte Knochensubstanz (Substantia spongiosa), die in Anlehnung an die verkalkten Knorpelbälkchen von den bindegewebigen Elementen des primären Markgewebes gebildet wird.

Die weitere Entwickelung der Substantia spongiosa geht im unteren Abschnitt der Baststange vor sich (Textfig. 6). Wir erkennen den Zusammenhang der Baststange mit dem Rosenstockstumpf, aus dem sie herauswächst. Das Knochengewebe des alten Rosenstockstumpfes ist mit dem neu gebildeten Gewebe in einer unterbrochenen, in Fig. 6 quer laufenden dunklen Linie zwischen den Zonen a. Rst. und n. Rst. verwachsen. Der Rosenstock, auch der jährlich sich neu bildende obere Abschnitt desselben, enthält nur Substantia compacta.

In der Zone S. sp. liegt bereits mehr oder weniger fertige Substantia spongiosa, die kontinuierlich unten in die Substantia compacta des neugebildeten Teiles des Rosenstockes übergeht. Die Knochenbälkchen der Substantia spongiosa, deren Entwickelung wir später verfolgen wollen, enthalten im oberen Teil dieser Zone noch reichliche Mengen von grossblasiger verkalkter Knorpelgrundsubstanz und zwar in ihren centralen Abschnitten; im unteren Teil aber haben sich an Stelle des bis auf geringe Reste resorbierten Knorpels echte Knochenbälkchen gebildet. Die Stange ist aussen in der Zone B von der Basthaut, einer modifizierten Kopfhaut, umgeben, aus der sie unterhalb der Rosenanlage hervorgeht. Unter der stark verdünnten Basthaut in der Zone R erscheint die Knochenmasse buckelförmig vorgetrieben. Hier liegt die Anlage der Rose. Zwischen Bast-

haut (resp. Kopfhaut) und Knochen liegt das Periost (P); dasselbe hängt innig mit der Basthaut und der Knochensubstanz



Textfig. 6.

Längsschnitt durch den unteren Abschnitt einer Rehbockbaststange von ca. 2-monatlicher Entwicklung. a. Rst. alter Rosenstock. n. Rst. neugebildeter Rosenstockabschnitt. S. sp. Subst. spongiosa. B. Basthaut. P. Periost. R. Anlage der Rose.

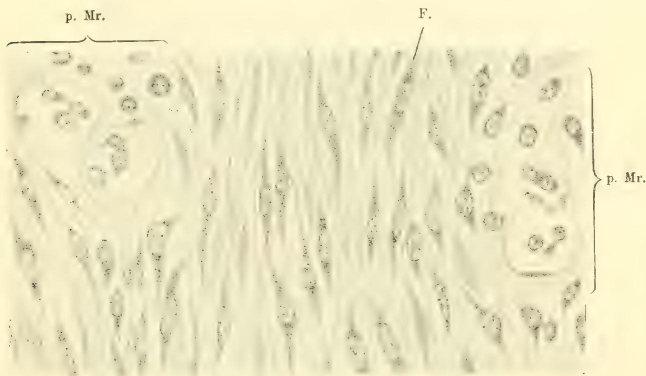
zusammen. Aus dem Periost geht erst später die Substantia corticalis (compacta) des Geweihes hervor.

In den inneren Teilen des Periostes liegt eine stark wuchernde, zahlreiche sich teilende Bindegewebszellen enthaltende (in Textfig. 6 dunkle) Gewebsschicht; sie liefert die Fibroblasten des Periostes; in der Zone R im Bereich der Rosenanlage ist sie stark verdickt, hier wächst die Knochensubstanz der späteren Substantia compacta stärker in die Breite.

V. Die Entwickelung des Hyalinknorpels in der Zone der Substantia spongiosa der Geweihstangen.

In dem stark wuchernden Bindegewebe (Keimzone) der Baststangenspitze verwandeln sich zahlreiche Bindegewebszellen in Fibrillen bildende Zellen, sie wachsen zu langen, mit den Fortsätzen anastomosierenden Fibroblasten aus; sie legen sich mehr oder weniger dicht aneinander und bilden Zellgruppen besonderer Art, bald in der Längs-, bald in der Quer- oder Schrägrichtung zu den aufsteigenden Blutgefässen. Auf einem gewissen Stadium ihrer Differenzierung gelingt es, in ihrem sonst homogen aussehenden und wenig färbbaren Zelleib mit der M. Heidenhainschen Eisenalaunhämatoxylinmethode reichliche Körner zur Darstellung zu bringen (Textfig. 8), welche offenbar mit den Mitochondrien der Autoren identisch sind und aus denen sich die Bindegewebsfibrillen entwickeln. In welcher Weise dies geschieht, konnte ich allerdings nicht mit Bestimmtheit erkennen. Die Vermutung, dass es sich um Fibroblasten handelt, liegt um so näher, als in ihrer unmittelbaren Umgebung mit einem Male massenhaft Bindegewebsfibrillen auftreten, und zwar immer in der Längsrichtung der Zellen. Zum Teil, soweit man es bei der Kleinheit der Fibrillen erkennen kann, liegen die Fibrillen ursprünglich im Zelleib selbst und lassen sich nicht selten durch mehrere der Länge nach zusammen-

gewachsene Zellen verfolgen. Jedenfalls findet hier eine Produktion von massenhaften Bindegewebsfibrillen statt; sehr bald legen sich die jungen Fibrillen zu Verbänden oder auch zu bindegewebigen Lamellen zusammen, längs, quer oder schräg zu den aufsteigenden Blutgefässen entsprechend der Lage der sie bildenden Fibroblastengruppen. So kommt es, dass die



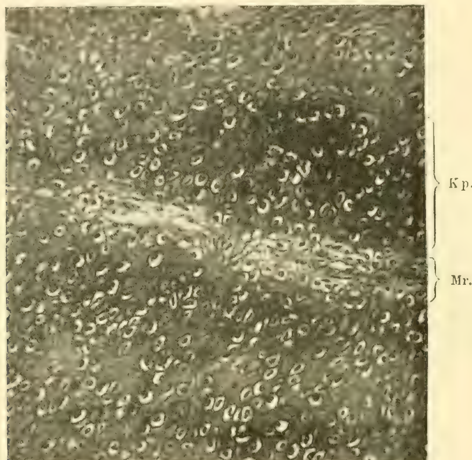
Textfig. 7.

Querschnitt durch die Spitze (Keimzone) der Rehbockbaststange von mittlerer Entwicklungsstufe. p. Mr. primäre Markräume mit primären Markgefässen; zwischen denselben liegen Fibroblasten (F) und junge Bindegewebsfibrillen.

einzelnen Fibrillengruppen schon gleich nach ihrer Entstehung in sich überkreuzenden Richtungen angetroffen werden.

Sobald die Fibrillen den Kontakt mit den Fibroblasten verloren haben, formieren sie eine besondere fibrilläre Intercellularsubstanz, die durch Vermehrung der Fibrillen (Fig. 2, 3, 4 der Tafel 23/24) an Dicke zunimmt und den fibrillären intercellulären Charakter des Gewebes immer mehr bestimmt. Die Zellen treten offenbar immer mehr an Bedeutung zurück gegenüber ihrem Produkt, den Fibrillen.

Die Fibroblasten liegen nach der Bildung einer besonderen Intercellularsubstanz in besonderen Räumen, den Lücken des fibrillären Flechtwerkes; sie werden ganz allmählich zu Knorpelzellen. In meinen letzten Untersuchungen über die Knorpelgenese (1914) ergab sich, dass die Fibroblasten, nachdem sie während der Fibrillenbildung ihren Zelleib ganz oder



Textfig. 8.

Längsschnitt durch die knorplig-präformierte Zone der Substantia spongiosa der Rehbockbaststange. Kp. Knorpellängsbalken. Mr. Markraum. Hämalaunfärbung. Die verkalkten Knorpelstellen färben sich intensiver als die unverkalkten.

bis auf einen kleinen Rest eingebüsst hatten, zahlreich zugrunde gehen. Ich vermute, dass es sich hier ganz ähnlich verhält und nur eine gewisse Anzahl der Fibroblasten bestehen bleibt. Diese regenerieren den Zelleib, differenzieren sich zu Grundsubstanzzellen, wobei sie natürlich andere Funktionen annehmen, über die wir allerdings nur Vermutungen haben

können. In welcher Weise die Differenzierung der Fibroblasten zu Grundsubstanzzellen sich macht, konnte ich in diesem Falle in den Einzelheiten nicht so gut verfolgen, wie ich es in meiner letzten Arbeit (1914, S. 271, 272) beschrieben habe. Wir haben in den beschriebenen verdichteten Stellen des Bindegewebes die erste und zwar fibrilläre Stufe der Bildung des Hyalinknorpels der Baststangen (vgl. Fig. 1 u. 2 der Tafel 23/24). Die Fibrillen als das Wesentliche der späteren Grundsubstanz treten in dem Baststangengewebe ausserordentlich markant hervor.

In den tieferen Schichten der Baststange (Zone b der Textfig. 5) verändert sich das fibrilläre Gewebe; es wird durch Vermehrung und engere Aneinanderlagerung der Bindegewebsfibrillen verdichtet, die Lücken zwischen den sich überkreuzenden Bindegewebsbündeln werden grösser. Diese sehr weiten „grossblasig" aussehenden Lücken sind die primären Knorpelhöhlen, die in ihnen liegenden Bindegewebszellen differenzieren sich zu primären Knorpelzellen oder Vorknorpelzellen, sie nehmen an Umfang zu. Auf dem Stadium der Fig. 2 der Tafel 23/24 liegt der Kern der Vorknorpelzellen stark excentrisch. In den tieferen Schichten der Zone b geht die Differenzierung des Stützgewebes weiter (Fig. 3 der Tafel 23/24). Die Grundsubstanzzellen nehmen bestimmte Form an, der Zellleib wächst nach verschiedenen Richtungen in zarte Fortsätze aus, die sich auf den Schnittpräparaten nur bis zum Rande der Grundsubstanzlücken, den Knorpelkapseln der Autoren verfolgen lassen, in seltenen Fällen noch weiter in die Grundsubstanz hinein. Die Grundsubstanz verliert bald das fibrilläre Aussehen. An vielen Stellen färbt sich die Intercellularsubsatnz mit der Mallorymethode nicht mehr blau, sondern gelblich braun oder orange, mit Hämalaun intensiv violett (vgl. Textfigur 8), mit der Eisenalaunhämatoxylinmethode (M. Heidenhain) tief schwarz. Offenbar lagert sich hier eine

besondere Substanz und zwar die Kittsubstanz der Autoren ein und erscheint zuerst in Form von Körnern, den Krümeln der Autoren, die Körner wachsen und fliessen zu einer homogenen Masse zusammen (Fig. 3, Taf. 23/24). Dieselbe zeigt deutliche Affinität zu basischen Farbstoffen, vielleicht durchtränkt sie auch die Substanz der Grundsubstanzfibrillen, so dass auch diese jetzt nicht mehr acidophil, sondern basophil reagieren. Ich vermute,

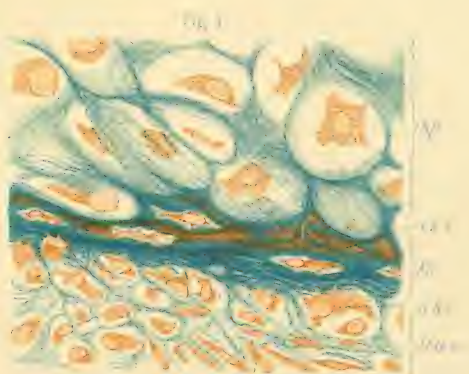


Textfig. 9.
Knorpelzellen in Knorpelhöhlen der Knorpellängsbalken der Rehbockbaststange. Die Knorpelhöhlen sind von einer stärker gefärbten Grundsubstanzmasse (Knorpelzellenkapsel der Autoren) umgeben.

dass die Kittsubstanz von den inzwischen differenzierten Knorpelzellen gebildet wird; denn es gelingt häufig, in ihrem Zelleib Körnermassen zu färben, die in ihrer Reaktion mit denen der sich ablagernden homogenen Intercellularsubstanz übereinstimmen. Bei Hämalaunfärbung setzen sich die Knorpelhöhlen des Hyalinknorpels scheinbar mit einem intensiver gefärbten Saum gegen die Grundsubstanz ab. Vermutlich ist diese Erscheinung identisch mit den Knorpelzellenhöfen oder den Knorpelkapseln der Autoren. Indessen den stärker basophil

Kp.Gr.umw.

Kp.Gr.verk



Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden. Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

reagierenden Knorpelkapseln der Autoren entspricht offenbar keine organische Substanz, sonst würden sie sich auch mit der M. Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode oder mit der Malloryschen Färbemethode darstellen lassen. Ich glaube, dass hier an der Grenze zwischen Zelle und Grundsubstanz eine stärkere Anhäufung der Chondroitinschwefelsäure des Knorpels vorhanden ist und die intensive Basophilie auslöst (Textfig. 9).

Auf Längschnitten tritt uns die so gebildete Grundsubstanz des Knorpels als langgestreckte Knorpelbalken entgegen (Textfig. 5), welche die Markräume flankieren; auf Querschnitten (vgl. Taf. 23/24) umgibt sie als ein Balkenwerk die primären Markräume ringsum. Körperlich stecken die primären Markräume in langen knorpeligen Röhren mit zunächst nur wenigen Öffnungen ihrer Wand und zwar an den Stellen, wo die Anastomosen der Markgefässe liegen. An den Berührungsstellen der Knorpelröhren hängen die Fasersysteme ihrer Wandungen zusammen; in diesen Zwickeln liegt faseriges Bindegewebe, das mit der Grundsubstanz der Knorpelröhren verbindende Fasern hat (Fig. 3 der Taf. 23/24). Histogenetisch müssen wir das Faserknorpelgewebe der Baststange der Hirsche als Vorknorpel auffassen, der in Hyalinknorpel übergeht.

Den Übergang von Faser- in Hyalinknorpel erwähnt Koelliker im Handbuch der Gewerbelehre (6. Aufl.) und zwar bei Fischwirbeln. An vielen anderen Stellen des Bindegewebes findet dieser mit chemischen Veränderungen der Intercellularsubstanz einhergehende Übergang statt, z. B. in der embryonalen Wirbelsäule an der Grenze der Disci intervertebrales und der knorplig präformierten Wirbelkörper höherer Wirbeltiere, dann an der Oberfläche der Epiphysen der Röhrenknochen, überhaupt überall da, wo die bindegewebige Vorstufe des Hyalinknorpels von längerer Dauer ist und funktionell als besondere Bindegewebsart in Anspruch genommen wird.

Eine weitere Differenzierung tritt mit der Verkalkung (Kalksalzeinlagerung) der Grundsubstanz des Knorpels ein. Hiermit ist sein Schicksal besiegelt. Sehr bald nach der Verkalkung tritt eine intensive Resorption der verkalkten Knorpelröhren ein. Warum dies geschieht, werden wir später sehen (Zone d der Textfig. 5).

Schon an dieser Stelle will ich darauf hinweisen, dass das strahlige Auswachsen der Knorpelzellen in zahlreiche Fortsätze und die Kalksalzaufnahme der Knorpelgrundsubstanz, die wir wohl am besten als Knorpelverkalkung (H. Müller, 1858, S. 152) bezeichnen können, die alten Autoren (Robin und Herrmann, 1882, Lieberkühn, 1861) zu der Annahme verleitet haben, dass im Knorpel Osteoblasten, dann echte Knochenzellen und echte Knochensubstanz gebildet würden. Auch Landois (1865) war dieser Meinung.

Koelliker spricht im Handbuch der Gewebelehre (6. Aufl., 1889, S. 328) von einer besonderen Bildungsart des Knochengewebes „mit sternförmigen Zellen direkt aus Knorpel“ und führt als Beispiel das Knorpelgewebe der Geweihstangen an. Es scheint, dass Koelliker den Knochenentwickelungsprozess der Substantia spongiosa meint. Indessen hier ist keine Metaplasie sondern Neoplasie.

VI. Über die Ursache des Längenwachstums der Röhrenknochen und die Entwickelung der Substantia spongiosa der Geweihstangen.

Das im Innern der Geweihstange zur Entwickelung kommende hyalinknorplige Stützgewebe bildet kein Dauergewebe, sondern hat nur provisorische Bedeutung; es gibt dem jeweiligen oberen Abschnitt der Baststange die zum Emporwachsen nötige Festigkeit und garantiert den festeren Zusammenhang der ganzen

Gewebemasse. Für die gewünschte Druck- und Zugfestigkeit der Stange ist es jedoch nicht ausreichend; an seine Stelle muss fester gefügtes Knochengewebe treten, es wird deshalb zum grössten Teil resorbiert. Mit der Resorption geht eine Wucherung des Markgewebes einher; die Blutgefässe treiben Seitenäste, welche gegen die Längsbalken der verkalkten Knorpelgrundsubstanz anwachsen. An diesen Stellen tritt eine Resorption des Knorpels ein; es entstehen mehr oder weniger tiefe Resorptionsbuchten im Knorpel, an deren Rändern vielfach Riesenzellen liegen. Über die Natur und Entwickelung der Riesenzellen habe ich nichts feststellen können. Durch die Resorption werden die Knorpellängsbalken schräg oder quer zur Längsachse in kleinere Knorpelbalken zerlegt, an die sich echte Knochensubstanz anlagert. Ausser den Gefässen vermehren sich in den Markräumen die Bindegewebszellen, die Bindegewebsfibrillen. In welcher Weise sich die Knochensubstanz aus den Elementen der Markräume an die verkalkten kleinen Knochenbalken anlegt, werden wir später sehen.

Über die Bildung der Substantia spongiosa der knorplig präformierten Skeletknochen besonders der langen Knochen sind bisher nur Vermutungen gemacht worden. Bekanntlich besteht die erste Anlage der Röhrenknochen nur aus Knorpel ohne Markräume. Erst nach der Verkalkung der „grossblasig“ gewordenen Stellen dringt junges, stark wucherndes Bindegewebe mit den Blutgefässen aus dem Periost in die verkalkten Stellen des Knorpels, der dann unter Bildung von Resorptionsräumen zugrunde geht. Das periostale Bindegewebe mit den Blutgefässen dringt in die Resorptionsräume. So entstehen die primären Markräume, die primären Markgefässe und das primäre Markgewebe.

Die Tendenz der Baststangen, hauptsächlich in die Länge zu wachsen, gibt sich schon sehr früh in der Wachstumsrichtung der primären Markgefässe kund, das Gewebe selbst wächst

in die Länge durch Apposition neuer Schichten an der Spitze, wo immer neue Knorpellängsbalken (Knorpelröhren) aus dem wuchernden jungen Bindegewebe des Spitzenteils differenziert werden.

Das Längenwachstum der Röhrenknochen schafft ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie in der Baststange antreffen. Zur Zeit des starken Längenwachstums der Röhrenknochen entstehen im Epiphysenknorpel die bekannten Längsreihen von mehr oder weniger dicht übereinander gelagerten Knorpelzellen, die Knorpelzellensäulen der Autoren. Die Knorpelzellen vergrössern sich nach der Dia-Epiphysengrenze zu, ebenso die Knorpelhöhlen, in denen sie liegen. Offenbar findet mit der Vergrösserung der Knorpelhöhlen eine Resorption der verkalkten Knorpelsubstanz statt, so dass zwischen den einzelnen Zellen der Knorpelsäulen nur noch spärliche Reste des Knorpels existieren. Weniger stark ist die Resorption des Knorpels in den Zonen zwischen den Knorpelzellsäulen, hier bleiben Knorpellängsbalken, die Richtungsbalken der Verknöcherung im Epiphysenknorpel stehen.

Welche Bedeutung hat nun die ausgesprochene Längsrichtung der Knorpelzellen und die in ihrer Umgebung stattfindende Knorpelresorption? Dies ist ersichtlich aus der Beobachtung, dass das primäre Markgewebe der Diaphyse in der Längsrichtung direkt auf die grossblasigen Knorpelzellensäulen vorrückt. Der Widerstand, den das vordringende Markgewebe hier findet, ist sehr gering, um so schneller kann die periphere Verschiebung der Dia-Epiphyse vor sich gehen. Offenbar ist also das Wichtigste bei den Knorpelzellensäulen die Vergrösserung der Knorpelzellenhöhlen und die damit verbundene Knorpelsubstanzresorption. Hierdurch wird Platz geschaffen und zwar in der Längsrichtung, in der die Diaphyse wachsen soll. Wir müssen also sagen, die Knorpelzellensäulenbildung ist eine wichtige Vorrichtung, um das schnelle Vordringen des primären

Markgewebes in der Längsrichtung zwischen die Richtungsbalken der Verknöcherung und somit die Entwickelung der Substantia spongiosa vorzubereiten.

Im allgemeinen dringen die primären Markgefässe der Diaphyse gegen die Epiphysenknorpel aus den zahlreichen Markräumen überall ziemlich gleichmässig schnell vor und zwar in einer quer zur Längsachse der Diaphyse gestellten Front. Hierdurch kommt es zu der geradlinigen Dia-Epiphysengrenze auf Längsschnitten.

Wie erklärt sich nun das kolossale Längenwachstum der Diaphyse? Das primäre Markgewebe der Diaphyse hat, wie erwähnt, eine ausgesprochene Tendenz, in der Längsrichtung der Knochenanlage in die Epiphysen hineinzuwachsen, wo dann aus dem eingedrungenen Markgewebe neue Knochensubstanz an den verkalkten Knorpelbälkchen gebildet wird unter peripherer Verschiebung der Dia-Epiphysengrenze.

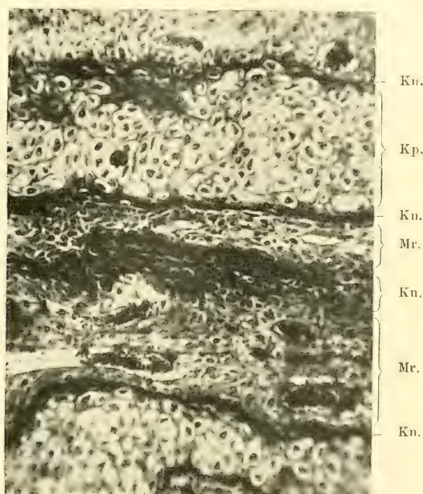
Das so sich machende Längenwachstum der Diaphyse würde bald ein Ende nehmen müssen, wenn nicht auch in den Epiphysen ein starkes Längenwachstum stattfände, welches den durch das periphere Vordringen der Diaphyse entstandenen Substanzverlust ausgleicht. In den Lehrbüchern wird nun das Längenwachstum der Epiphysen auf die Zellteilung der Knorpelzellen in den Knorpelsäulen zurückgeführt. Von der Richtigkeit dieser Anschauung habe ich mich an Präparaten nicht überzeugen können. Zellteilungen findet man sehr selten in den Knorpelzellensäulen, dagegen sehr viele im Perichondrium der Epiphysen; dann widersprechen dieser Ansicht meine Beobachtungen (1914), dass erhebliches Knorpelwachstum nur durch Apposition junger bindegewebiger Elemente des Perichondriums, die sich allmählich zu den Bestandteilen des Knorpels differenzieren, stattfinden kann. Dass dies auch im Epiphysenknorpel der Fall ist, habe ich in meiner letzten Arbeit (1914) beschrieben.

Schwalbe (1878) weist in einer sehr bemerkenswerten Arbeit über Knorpelregeneration und Knorpelwachstum auf die diesbezügliche Bedeutung des Perichondriums in der Zone von Ranviers encoche d'ossification der Epiphysenknorpel hin. Schwalbe betont mit Recht, dass hier nicht von seiten des Knorpels neue Periostsubstanz angebildet wird, sondern dass umgekehrt dieser Verdickung des Perichondriums die Bedeutung zukomme, durch Umbildung ihrer Zellen und Grundsubstanz eine appositionelle Wachstumszunahme des Knorpels zu bedingen.

In den Geweihstangen gehen die Knorpellängsbalken bei dem Längenwachstum in tiefere Lagen der Baststange über, wo sie verkalken und, wie erwähnt wurde, an den Stellen, wo die Äste der Markgefässe seitwärts wuchern, durch partielle Resorption in kleine Knorpelbälkchen zerlegt werden. Von seiten des fibrillären Bindegewebes der Markräume lagert sich nun eine neue Bindegewebsformation, die Knochensubstanz der Substantia spongiosa, an dem Saum der verkalkten Knochenbälkchen oder der Innenwand der Knorpelröhren an (Textfig. 10).

Die erste Anlage der Substantia spongiosa stellt eine Verdichtung des fibrillären Geflechtes des Markgewebes dar. Am Saume der verkalkten Knorpelbälkchen werden die Bindegewebsfibrillen dichter aneinandergedrängt, hierbei überkreuzen sie sich in Bündeln zusammengelegt in den verschiedensten Richtungen; die fibrilläre Anlage ist nicht etwa ein in sich abgeschlossenes Gewebe, sondern viele der Fibrillen hängen teils mit den Grundsubstanzfibrillen des Knorpels, teils mit denen des indifferenten Teiles des Markgewebes zusammen. In tinktorieller Beziehung färben sich die Fibrillen des Markgewebes acidophil, die einzelnen Fibrillen weniger intensiv, z. B. mit den M. Heidenhainschen Chromotropen, mit Azokarmin, ferner mit S. Fuchsin, dann mit der Mallorymethode nicht

so stark rot resp. blau, als die sich überkreuzenden Fibrillenbündel der Knochenanlage. Ihrer chemischen Zusammensetzung nach sind hier wohl zunächst nur präcollagene Fibrillen. In den Lücken der fibrillären Anlage liegen eingeschlossen bindegewebige Markzellen, die ihren indifferenten Charakter noch



Textfig. 10.

Längsschnitt durch die knorplig-präformierte Zone der Substantia spongiosa einer Damhirschbaststange von ca. 3½ monatlicher Entwicklungsstufe. Kp. Knorpellängsbalken mit grossblasigen Knorpelhöhlen. Kn. fibrilläre Knochenanlage am Saume der Knorpelbalken. Mr. Markräume.

bewahrt haben. Fig. 3 der Taf. 23/24 zeigt die erste Anlage der Substantia spongiosa an der Grenze zwischen Markgewebe und Knorpelgrundsubstanz. Dieses fibrilläre Gewebe bildet die organische Grundlage des Knochens; sie ist identisch mit dem osteoiden Bindegewebe R. Virchows (1853, S. 440 ff.) und der osteogenen Substanz H. Müllers (1858). Eine homogene

Anlage aber, wie Gegenbaur (1867) und Waldeyer (1865) annehmen, existiert auch hier nicht. Scheinbar homogen wird die fibrilläre Anlage erst zu Beginn der zweiten Entwickelungsstufe. Die Fibrillen werden durch die Zwischenlagerung einer besonderen Substanz, der Kittsubstanz der Autoren maskiert; die Grundsubstanz erscheint also nur homogen, ist es in Wirklichkeit nicht; die Randpartie der wachsenden Knochenbälkchen bewahrt den primären fibrillären Charakter an den Stellen, wo neue Knochensubstanz angebaut wird.

Mit dem homogenen Aussehen tritt ein Wechsel der chemischen Reaktion ein, die Intercellularsubstanz reagiert nicht mehr acidophil, sondern basophil, was offenbar auf die Anwesenheit der säurehaltigen Kittsubstanz zurückzuführen ist. Mit den Grundsubstanzzellen der fibrillären Anlage gehen jetzt für die Knochensubstanz charakteristische Veränderungen vor sich, sie wachsen zu langen platten Zellen aus, die nach allen Richtungen strahlig auslaufende Fortsätze treiben (Fig. 4 der Taf. 23/24), sie differenzieren sich zu typischen Knochenzellen in den Grundsubstanzlücken, die zu Knochenhöhlen werden. Gleichzeitig mit der Differenzierung der Knochenzellen beginnt die Verkalkung der Grundsubstanz in den homogenisierten basophilen Stellen.

Wie verhalten sich nun die Osteoblasten der Autoren? Sie liegen am Saume der verkalkten Knochenanlage, treiben in die Poren der Grundsubstanzanlage zarte Fortsätze, die mit denen der Knochenzellen zusammenwachsen, sie liegen nicht etwa dicht gedrängt aneinander, sondern in Abständen mehr oder weniger weit voneinander entfernt. Durch die zwischen den „Osteoblasten“ liegenden Lücken gehen die Fibrillenbündel des Markgewebes in den fibrillären Saum der jungen Knochensubstanz über. Erscheinungen, welche auf eine sekretorische Tätigkeit der „Osteoblasten“ der Art, dass das Sekret zu einer homogenen Knochensubstanzanlage zusammenfliesst, hindeuten

könnten, finden sich nirgends. Offenbar ist also die Struktur und mit ihr die Funktion der „Osteoblasten" von den Autoren verkannt worden.

W. Dibbelt (1911, „Beiträge zur Histogenese des Skeletgewebes und ihrer Störungen") liefert einen wesentlichen Beitrag für die Richtigkeit der neuen Anschauung über den Knochenbildungsprozess. Dibbelt fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen folgendermassen:

„Bei der normalen Knochenbildung können wir zwei Stadien unterscheiden. Im ersten produzieren jugendliche indifferente Zellen eine faserig gebaute Vorstufe der Knochensubstanz. Im zweiten Stadium differenziert sich ein Teil der Zellen zu Knochenzellen; die Differenzierung sehen wir in denjenigen Zellen veranschaulicht, welche von Gegenbaur als Osteoblasten bezeichnet sind, sie bilden als solche aber kein Knochengewebe mehr, sondern sind funktionell den Knochenzellen zuzurechnen. Die Kalkablagerung beginnt in der Umgebung der Zellen und zwar in der interfibrillären Substanz. Gleichzeitig mit der Verkalkung erhält das Gewebe den morphologischen Charakter des Knochengewebes."

Bei Tieren, denen Dibbelt in der Nahrung die zum Knochenaufbau nötigen Kalksalze entzog, beschreibt Dibbelt die für die Rachitis wesentlichen Differenzierungen des Markgewebes: „Die zarten Knochentapeten, welche unter normalen Verhältnissen sich sehr schnell um die Reste der verkalkten Knorpelgrundsubstanz legen, fehlen. Die primären Markräume sind dicht erfüllt mit einem jungen zellreichen Gewebe, das sich morphologisch von jungem Bindegewebe nicht unterscheiden lässt. . . ." „Daher findet man hier alle Übergänge von Fibroblastenformen zu den voll entwickelten Osteoblasten der Autoren. Die Intercellularsubstanz ist niemals homogen, sondern zeigt sich bei frischer Untersuchung sowie bei distinkter Färbemethode ganz deutlich faserig (Taf. XVII, Fig. 4)."

Aus diesen Beschreibungen von Dibbelt geht hervor, dass bei knochenbildungshemmenden Ursachen, auch der Rachitis, an den Stellen, wo sich sonst echte Knochensubstanz bildet, nur das erste von mir beschriebene Stadium des Knochenbildungsprozesses oder die organischen Substanzen differenziert werden. Dieser Zustand dauert an, bis dem Organismus wieder genügend Stoffe zugeführt werden, welche eine Ablagerung von Kalksalzen gestatten. Erst dann geht die weitere Entwickelung der Knochensubstanzanlage unter Ablagerung von Kalksalzen vor sich.

Ähnliche Aufschlüsse über den Knochenbildungsprozess gibt die Heilung der Knochenfrakturen. Die neue Substanz, welche die Bruchstücke zur Vereinigung bringt und zu Knochen wird, ist nicht etwa ein Produkt der sogenannten Osteoblasten oder Knochenzellen — wie es nach der Osteoblastentheorie geschehen müsste —, sondern geht durch Wucherung von jungen lebenskräftigen Elementen des Bindegewebes, des Periostes, hervor, der dort liegenden Bindegewebszellen und Bindegewebsfibrillen. Die sogenannten Osteoblasten und Knochenzellen kommen schon deshalb nicht mehr in Betracht, weil sie die Proliferationsfähigkeit verloren haben; sie gehen an den Bruchstellen zugrunde.

Sehr interessant sind die diesbezüglichen Untersuchungen F. Marchands (1901) über die Heilung von Knochenwunden. Die hier stattfindende Neubildung von Knochengewebe beschreibt F. Marchand: „Wir sehen zunächst aus den gewucherten jungen Spindelzellen Fibrillen hervorgehen, die immer mehr an Masse zunehmen und sich stellenweise zu einer anfangs noch faserigen, später mehr homogenen Masse in Gestalt schmaler, oft schon frühzeitig netzförmig angeordneten Bälkchen verdichtet. Inzwischen sind die Zellkörper von der fibrillären Substanz vollkommen abgelöst und bleiben als unregelmässige eckige rundliche, langgestreckte Gebilde, teilweise

in Lücken des Bälkchens, teilweise an seinen Rändern sichtbar. Die ersteren würden schon als Knochenkörperchen zu bezeichnen sein, obgleich sie noch keine eigentliche Sternform mit feinen Ausläufern besitzen. Eine Unterscheidung dieser Zellen von den noch freiliegenden Osteoblasten ist nicht möglich. Auch diese zeigen die unregelmässige eckige Form schon, vordem sie umschlossen sind . . . ., sie sind nicht selten in mitotischer Teilung begriffen, während Mitosen in den bereits umschlossenen Zellen nicht zu beobachten sind." „Da, wo die junge Knochensubstanz sich an bereits vorhandene Knochenbälkchen anlagert, ist sie ebenfalls faserig von derselben Beschaffenheit wie an den freiliegenden Bälkchen." „Aus diesem Verhalten der Zellen geht sehr deutlich hervor, dass die Osteoblasten bei der Bildung des „Faserknochens" zunächst nicht direkt an der Bildung in Knochensubstanz beteiligt sind, indirekt aber insofern, als sie ursprünglich die fibrilläre Grundsubstanz geliefert haben, die allmählich homogen und zu Knochensubstanz umgewandelt wird." „Der ganze Prozess der Knochenbildung aus Bindegewebe erinnert im hohen Masse an die Neubildung des hyalinen Knorpels aus dem gewucherten Perichondrium; auch hier sehen wir die collagenen Fibrillen durch eine homogene Substanz vereinigt, welche sich indessen chemisch von derjenigen bei der Knochenbildung unterscheidet."

Diese Beobachtungen F. Marchands stimmen prinzipiell mit den Ergebnissen meiner jetzigen und früheren Untersuchungen über die Histogenese der Knorpel- und Knochengrundsubstanz überein. Nur eins muss ich hier betonen; F. Marchand bezeichnet die fibrillenbildenden Zellen als Osteoblasten. Die alten Autoren Gegenbaur, Waldeyer und andere haben diesen Namen nicht für die Fibroblasten gebraucht, sondern für die der Knochensubstanz aussen dicht anliegenden Zellen, die mit der Fibrillenbildung sicher nichts zu tun haben, sondern, wie erwähnt, Fortsätze in die Poren der

Knochensubstanzanlage treiben. Wenn auch anzunehmen ist, dass die Osteoblasten der Autoren aus den „Fibroblasten“ nach dem Einstellen der fibrillenbildenden Tätigkeit hervorgehen, so dürfte es doch bei der grossen Verschiedenheit ihres Baues und ihrer Funktion wohl richtiger sein, die Osteoblasten der Autoren von den Fibroblasten zu unterscheiden. Jedenfalls können wir histogenetisch und morphologisch diesen Unterschied nicht entbehren.

Die Bezeichnung „Osteoblast“ enthält eine Theorie, die bisher in keiner Weise bewiesen werden konnte, sondern im Gegenteil falsche Vorstellungen erweckt. Ebenso unzweckmässig sind die Bezeichnungen „Odontoblast“ und „Chondroblast“. Wir müssen diese Namen nach Möglichkeit ausschalten und einfach Knochenzellen, Elfenbeinzellen und Knorpelzellen sagen. Da ausser den sogenannten „Osteoblasten“ noch anders gebaute Zellen der Knochensubstanz eigen sind und zwar die im Innern des Knochens liegenden, so schlage ich vor, die ersteren äussere, die letzteren innere Knochenzellen zu nennen. Eine wie grosse Konfusion der ziemlich willkürliche Gebrauch von „Osteoblast“ schon in der Literatur hervorgerufen hat, geht unter anderem aus den Beschreibungen von Robin und Herrmann (1882) hervor (hierüber s. u.).

Wie wir gesehen haben, ist also die Bildung der Substantia spongiosa eine Neoplasie aus Bindegewebe, nicht eine Metaplasie von Knorpel in Knochen. Dies erkannte schon unter anderen H. Müller (1858) auf Grund seiner auf ausgezeichneten Beobachtungen fussenden zahlreichen vergleichend anatomischen Studien. Ferner beweisen meine Untersuchungen die Lehre von H. Müller, dass der Knochenbildungsprozess überall in derselben Weise sich vollzieht, ein Unterschied zwischen intracartilaginösem und intramembranösem Knochenbildungsprozess nicht existiert.

VII. Die Ansichten der Autoren über die Geweihentwickelung.

Über die histologischen Vorgänge bei dem Aufbau der Geweihstangen liegen nur wenige Arbeiten in der Literatur vor. L. Landois (1865) sieht die verkalkende bindegewebige Grundsubstanz unter der Spitze der Baststange, wenn ich ihn recht verstehe, als Knochensubstanz, die in ihr liegenden Zellen als „echte Knochenkörperchen“ an, die sich in ihren Höhlen bei der eintretenden partiellen Einschmelzung vermehren sollen. „Die Höhlen werden vergrössert, von den Markräumen aus vielfältig eröffnet und das Geweih erscheint bei dieser Rarefaktion (Lockerung) seiner Hartteile wie von vielen cavernösen markerfüllten Räumen durchzogen. An den Wänden dieser erfolgt die neue definitive Knochenbildung um die Gefässe herum — ähnlich wie bei der definitiven Knochenbildung der knorplig präformierten Knochen — wobei die reichliche junge Zellenbrut zu Knochenzellen verwendet wird und die Knochensubstanz absondert.“

Bei einem jugendlichen Exemplar vom Rehbock konstatiert Lieberkühn (1865) eine breite Schicht von hyalinem Knorpel, die nach oben ganz allmählich in die junge Bindesubstanz übergeht, welche das Aussehen von unreifer Bindesubstanz hat, wie sie als Vorläufer aller spezifischen Bindesubstanzen beobachtet werde. Es scheint, dass Lieberkühn annimmt, dass sich diese Knorpelsubstanz durch Kalksalzeinlagerung in Knochen umwandelt.

In einem anderen Falle (Rehbock) existiert nach Lieberkühn in der Stange spitzenwärts gar kein Knorpel und die junge Bindesubstanz geht hier direkt in Knochensubstanz über. Hierzu möchte ich bemerken, dass es sich hier um eine Stange handeln muss, deren Längenwachstum vollendet war; dann muss nämlich an der ganzen Peripherie Substantia compacta gebildet werden, die bekanntlich nicht knorplig präformiert wird.

Diese letzte Lieberkühnsche Beobachtung kann ich bestätigen.

Robin und Herrmann (1882) bestreiten die knorplige Natur der zwischen den Gefässen liegenden primären Längsbalken. Sie bezeichnen diese bindegewebige Grundsubstanz als „substance préosseuse"; die in ihr liegenden Zellen werden als „Osteoblasten" aufgefasst. In der Umgebung dieser „Osteoblasten" kommt es durch Zusammenfliessen von glänzenden phosphorhaltigen Körnern zur Produktion von Knochengrundsubstanz. Der vermutete Übergang der substance préosseuse wird als metaplastische Ossifikation bezeichnet. Welche Verwirrung die Osteoblastentheorie anrichten kann, zeigt sich besonders hier. Die in der verkalkten Knorpelgrundsubstanz liegenden Knorpelzellen werden von den genannten Autoren als innere Osteoblasten, die „Osteoblasten" der alten Autoren bald als Markzellen, bald als „Osteoblasten" bezeichnet, ferner sind auch die echten, im Inneren von Knochenhöhlen liegenden Knochenzellen nach Robin und Herrmann „Osteoblasten" (Fig. 4, 1882).

VIII. Zusammenfassung.

1. Eine Metaplasie von Knorpel in Knochen findet in den Baststangen der Hirschgeweihe nicht statt, sondern die Substantia spongiosa ist genau wie die Substantia compacta eine Neoplasie und wird von jungem faserigem Bindegewebe der Markräume gebildet.

2. Die verkalkten grossblasigen Knorpelbälkchen in der Zone der Substantia spongiosa der Baststangen bilden kein Dauergewebe, sie werden bis auf geringe Reste oder auch in toto in derselben Weise wie die verkalkten Knorpelbälkchen der primordialen (knorplig präformierten) Skeletknochen resorbiert. An die Stelle der resorbierten Knorpelmassen tritt Knochensubstanz.

3. Das Längenwachstum der Baststangen beruht vor allem auf der Apposition immer neuer Schichten von lockerem, indifferentem, stark wucherndem Bindegewebe in der Keimzone der Spitze.

4. Das keimende Gewebe der Spitze geht nach der Differenzierung von zahlreichen Fibrillen in Faser- oder Bindegewebsknorpel über; er liegt in einer zweiten Schicht; in einer dritten Schicht wird der Faserknorpel zu Hyalinknorpel, der verkalkt und resorbiert wird.

5. Das Markgewebe der Baststangen ist eine primäre Bildung gegenüber dem provisorischen Knorpel, es hat einen ausgesprochenen fibrillären Charakter.

6. Die Markgefässe und Markräume geben die Orientierung für die Lagerung der bindegewebigen Stützsubstanzen an. Knorpel wie Knochen gruppieren sich rings um die Markgefässe. So entstehen Knorpel und Knochenröhren.

7. Die an den Knochenbälkchen der Substantia spongiosa liegenden äusseren Knochenzellen (Osteoblasten der Autoren) gehen aus den Fibroblasten des Markgewebes hervor. Sie bilden keine Grundsubstanzfibrillen mehr, sondern treiben strahlige Ausläufer in die Poren der Knochensubstanz, welche mit denen der Knochenzellen zusammenwachsen. Die Poren werden bei Eintritt der Verkalkung zu Knochenkanälchen. Bei weiterem Wachstum der Knochensubstanz differenzieren sich die äusseren Knochenzellen zu inneren Knochenzellen. Die Knochensubstanz wächst durch Apposition von fibrillärem Markgewebe.

8. Ein Unterschied der enchondralen oder intracartilaginösen und der intramembranösen oder periostalen Knochenbildung findet nicht statt, sondern der Bildungsprozess geht immer in derselben Weise vor sich, auf die fibrilläre Entwickelungsstufe der Anlage folgt die Homogenisierung der faserigen Intercellularsubstanz und deren Verkalkung.

Literaturverzeichnis.

1. Brand, K., Das Gehörn und die Entstehung monströser Formen. 1901.
2. Dibbelt, W., Beiträge zur Histogenese des Skeletgewebes und ihrer Störungen. Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path. 50. Bd. 1911.
3. Gebhardt, W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allgemeiner Teil. Zweiter Beitrag zur Kenntnis des funktionellen Baues tierischer Hartgebilde. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. 11. Bd. 1901.
4. — Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 16. 1903.
5. Gegenbaur, C., Über die Bildung des Knochengewebes. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. 1. 1864. Bd. 3. 1867.
6. Hartmann, Adele, Zur Entwickelung des Bindegewebsknochens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 76. 1910.
7. Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1. Bd. p. 318ff.
8. v. Korff, K., Die Analogie in der Entwickelung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere nebst kritischen Bemerkungen über die Osteoblasten- und Odontoblastentheorie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.
9. — Zur Histologie und Histogenese des Bindegewebes besonders der Knochen- und Dentingrundsubstanz. Ergeb. d. Anat. und Entwickelungsgesch. von Merkel und Bonnet. 17. Bd. 1907.
10. — Zur Histogenese der bindegewebigen Stützsubstanzen niederer Wirbeltiere. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1910.
11. — Über die Histogenese und Struktur der Knorpelgrundsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84. Abt. I. 1914.
12. Landois, L., Über die Ossification der Geweihe. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 3. Jahrg. 1865.
13. Lieberkühn, N., Über das Wachstum des Stirnzapfens der Geweihe. Arch. f. Anat. v. Reichert u. Dubois. 1861. p. 404—407.
14. Marchand, F., Der Prozess der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Deutsche Chirurgie. 16. Bd. 1901.

15. Mollier, S., Über Knochenentwickelung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. 26. 1910.
16. Müller, H., Über die Entwickelung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. 9. Bd.
17. Raësfeld, F. v., Das Rehwild. 1906.
18. — Das Rotwild. 1899.
19. Rauber-Kopsch, Lehrbuch der Anatomie. X. Aufl. 2. Abt. 1914.
20. Robin, Ch. et Herrmann, Mémoire sur la génération et la régénération de l'os des cornes caduques et persistantes des ruminants. Journal d'anatomie et de la physiolog. 18. Jahrg. 1882. Paris.
21. Rörig, Ad., Über Geweihentwickelung und Geweihbildung. Arch. f. Entwickelungsmechanik. 10. Bd. 1900.
22. — Das Wachstum des Geweihes von Cervus elaphus, Cervus barbarus und Cervus canadensis. Arch. f. Entwickelungsmech. 20. Bd. 1906.
23. Schwalbe, Knorpelregeneration und Knorpelwachstum. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Naturw. Jahrgang 1878.
24. Virchow, R., Das normale Knochenwachstum und die rachitische Störung desselben. Arch. f. path. Anat. 5. Bd. 1853.
25. Waldeyer, W., Über den Ossificationsprozess. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1. 1865.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 23.

Fig. 1. pr. M. R. primärer Markraum. M. Gef. Markgefäss. f. I. S. fibrilläre Intercellularsubstanz (Grundsubstanz). Rehbockbaststange vom 15. Febr. (1906) von etwa 2 monatlicher Entwickelung. Querschnitt im Spitzenteil an der Grenze der Zone a und b der Textfig. 5. Verdichtung und Verfilzung des fibrillären Bindegewebes mitten zwischen den Markgefässen als erste Anlage der Knorpelgrundsubstanz (f. I. S.) Zenkersche Flüssigkeit. Mallory-Färbung. Oc. 2. Obj. Zeiss. D.

Fig. 2. pr. M. R. primärer Markraum. M. Gef. Markgefäss. f. I. S. fibrilläre Intercellularsubstanz. Vkp. Z. Vorknorpelzellen. Querschnitt derselben Baststange e. 5 mm tiefer als in Fig. 1. Zenkersche Flüssigkeit. Malloryfärbung. Oc. 2. Obj. Zeiss D. Die Maschenräume des fibrillären Flechtwerkes (F. I. S.) haben sich erweitert, die in ihnen liegenden Bindegewebszellen haben sich vergrössert (Vorknorpelzellen Vkp. Z.). Die fibrilläre Intercellularsubstanz ist an vielen Stellen lamellenartig angeordnet. Vielfach sieht man die Schnittränder der quer oder schräg getroffenen Bindegewebslamellen. Oc. 2. Obj. Zeiss D.

Tafel 24.

Fig. 3. Kpz. Knorpelzellen. F. Fibroblasten. M. Gef. Markgefäss. M. Gew. Markgewebe. F. d. Gr. Fibrillen der Grundsubstanz. Kp. Gr. unv. Knorpelgrundsubstanz unverkalkt. Kp. Gr. verk. Knorpelgrundsubstanz verkalkt. f. A. d. Kn. fibrilläre Anlage der (enchondralen) Knochensubstanz (Substantia spongiosa) in Anlehnung an die Knorpelgrundsubstanz. Querschnitt der Rehbockbaststange vom 15. Februar an der Grenze des Faser- und Hyalinknorpels (Zone b und c der Textfig. 5). Zenkersche Flüssigkeit (Mallory-Färbung). Oc. 2 Obj. Zeiss D.

Fig. 4. M. Gw. Markgewebe. Kp. Knorpel. Kn. Knochen. a. K. Z. äussere Knochenzellen. i. K. Z. innere Knochenzellen. Längsschnitt durch die Spitze einer Damhirschbaststange von ca. 3½ monatl. Entwickelung. Zenkersche Flüssigkeit. Mallory-Färbung. Oc. 2. Obj. Zeiss D.



